

ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE
DE LYON

Année 1980 - N. 60

COMPORTEMENT SEXUEL
DES MAMMIFERES DOMESTIQUES
ET DE LABORATOIRE

THESE

présentée

à l'Université Claude-Bernard - LYON

(Médecine - Pharmacie)

et soutenue publiquement le 24 juin 1980

pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

Pierre MAY

né le 1er juin 1953

à LYON 6e





Digitized by the Internet Archive
in 2026

**ÉCOLE NATIONALE VÉTÉRINAIRE
DE LYON**

Année 1980 - N. 60

**COMPORTEMENT SEXUEL
DES MAMMIFERES DOMESTIQUES
ET DE LABORATOIRE**

THESE

présentée

à l'Université Claude-Bernard - LYON

(Médecine - Pharmacie)

et soutenue publiquement le 24 juin 1980
pour obtenir le grade de Docteur Vétérinaire

par

Pierre MAY

né le 1er juin 1953

à LYON 6e



PERSONNEL ENSEIGNANT DE L'ECOLE NATIONALE
VETERINAIRE DE LYON

Directeur : Monsieur le Professeur COTTEREAU

Directeurs Honoraires : MM. les Professeurs TAPERNOUX,
FLORIO,
FROGET

PROFESSEURS

=====

Pharmacie et Toxicologie : M. LORGUE

Anatomie descriptive - Extérieur - Anatomie appliquée :
M. BARONE

Physiologie - Thérapeutique - Pharmacodynamie :
M. BOST

Histologie - Embryologie - Anatomie Pathologique :
M. TISSEUR

Hygiène et industrie des Aliments d'Origine Animale :
M. CHANTEGRELET

Parasitologie et Maladies Parasitaires : M. EUZEBY

Pathologie médicale des Equidés et des Carnivores -
Législation Vétérinaire - M. FONTAINE

Pathologie médicale du Bétail et des Animaux de Basse-
Cour : M. COTTEREAU

Technique chirurgicale - Pathologie Chirurgicale :
M. COULON

Obstétrique - Pathologie de la Reproduction :
M. BERTRAND

Pathologie générale - Microbiologie - Immunologie :
M. OUDAR

Ethnologie - Zootechnie - Economie Rurale : M. FROGET

Botanique appliquée - Agronomie - Alimentation : M. WOLTER

Physique et Chimie biologiques et médicales : M. DELATOUR

Maladies Contagieuses - Zoonoses - Législation Sanitaire :
M. JOUBERT

PROFESSEURS SANS CHAIRE

=====

MM. BOIVIN, DESCANEL, CASTELLU, JEAN-BLAIN, LAPRAS,
Melle LAVAL, MM. LE NIHOUANNEN, PRAVE.

MAITRE-ASSISTANT AGREGE

=====

M. FRANCK

MAITRES-ASSISTANTS

=====

MM. BELLI, Mme CHAUVE, Melle COURSAT, MM. DEMONT, DESCOTES,
EUZEBY, FAU, GARNIER, GEVREY, GOUY, KECK, LEGEAY, NEYRET,
Mme RACHAIL, M. RICHARD.

ASSISTANTS

=====

MM. BENOIT, BEZEAU, Mme CHAPUIS, MM. CHARLET, CHOMEL,
DENOIX, FAUBLE, FRESNAY, Mme FOURNEL, MM. GENIN, HACHLER,
JAUSSAUD, MAY, NGO-PAN HUG, PIEVENAZ, SARRAT, THIEBAULT.

EXAMINATEURS DE LA THESE

=====

Président : Monsieur le Professeur J.M. ROBERT de la
Faculté de Médecine

Premier assesseur : Monsieur le Professeur M. BERTRAND
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de
Lyon

Deuxième assesseur : Monsieur le Professeur M. LAPRAS de
l'Ecole Nationale Vétérinaire de
Lyon

L'Université Claude Bernard (Médecine-Pharmacie) de Lyon
et l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon déclarent que les
opinions émises dans les dissertations qui leur sont pré-
sentées doivent être considérées comme propres à leurs
auteurs et qu'elles n'entendent leur donner ni approbation
ni improbation.

A MES PARENTS

Pour leur confiance et leur amour.

A FLO

Pour son enthousiasme à toute épreuve.

A TOUS CEUX A QUI JE SUIS LIÉ PAR L'AMOUR
ET L'AMITIÉ.

A NOTRE PRESIDENT DE THESE

Monsieur le Professeur J.M. ROBERT

Professeur à la Faculté de Médecine de LYON

*Qui nous a fait l'honneur d'accepter
la présidence de notre jury de thèse.*

Hommages respectueux.

A NOTRE JURY DE THESE

Monsieur le Professeur M. BERTRAND

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon

C'est lui qui nous a inspiré ce travail.

Il a toujours accepté, avec amitié et tolérance, de nous guider dans la réalisation de cette thèse.

Nous le remercions ici de sa constante disponibilité, de sa patience et de son enthousiasme.

Notre sincère et profond respect.

Monsieur le Professeur M. LAPRAS

Professeur à l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon

Il nous a toujours accueilli avec sympathie et bienveillance. Qu'il trouve ici l'expression de notre sincère gratitude.

A FRANCOISE MAURAIN
ET A MONSIEUR DEMARNY

*Pour leur bonne humeur, leur amitié
et leur gentillesse pendant deux ans de
clinique.*

Remerciements affectueux.

A TOUT LE SERVICE DE PATHOLOGIE DE LA
REPRODUCTION

P L A N

=====

INTRODUCTION

I - ONTOGENESE DES CARACTERES SEXUELS

=====

Définition

A - Caractères sexuels primordiaux ou sexe génétique

B - Caractères sexuels primitifs ou sexe gonadique

1 - Le stade indifférent

2 - Sexualisation de la gonade indifférenciée

3 - Mise en évidence des caractères sexuels
primitifs

C - Caractères sexuels primaires ou sexe gonophorique

1 - Les conduits génitaux

2 - Les organes génitaux externes

3 - Mise en évidence des caractères sexuels
primaires

- Remarque sur la sexualisation de l'hypophyse
et de l'hypothalamus

D - Caractères sexuels secondaires ou sexe somatique

1 - Chez le mâle

2 - Chez la femelle

3 - Mise en évidence des caractères sexuels
secondaires.

E - Caractères sexuels tertiaires ou sexe comporte-
mental phénotypique

1 - Déterminisme génétique du comportement
sexuel

- 2 - Déterminisme endocrinien et nerveux du comportement sexuel
- 3 - Déterminisme social du comportement sexuel

F - Caractères sexuels quaternaires ou sexe comportemental socio-culturel

II - ETHOLOGIE DU COMPORTEMENT SEXUEL NORMAL

=====

A - Contexte social et spatial du rapprochement des partenaires

- 1 - Le territoire
- 2 - La hiérarchie sociale

B - Séquences du comportement sexuel normal

- 1 - Recherche du partenaire sexuel
- 2 - Identification de l'état de réceptivité
- 3 - Signaux induisant les réponses du mâle et de la femelle
- 4 - Déroulement de l'accouplement proprement dit.

C - Variations de l'activité sexuelle

III - MECANISMES INTERNES DU COMPORTEMENT SEXUEL

=====

A - Mécanismes hormonaux

A.1. - Mécanismes endocriniens

- 1 - Chez le mâle
- 2 - Chez la femelle
- 3 - Spécificité d'action des stéroïdes

A.2. : Mécanismes phérormonaux

- 1 - Phéromones et régulation du comportement sexuel
- 2 - Mode d'action des phéromones

B - Mécanismes nerveux du comportement sexuel

- 1 - Structures nerveuses impliquées
- 2 - Régulations neuro phamacologiques du comportement sexuel

C - Facteurs intervenant sur l'organisation et la maturation du comportement sexuel

- 1 - Facteurs génétiques
- 2 - Facteurs physiologiques
- 3 - Facteurs environnementaux

IV. - VARIATIONS ET ANOMALIES DU COMPORTEMENT SEXUEL
=====

A - Variations et anomalies courantes

- 1 - Homosexualité
- 2 - Hypersexualité
- 3 - Hyposexualité
- 4 - Autoérotisme
- 5 - Troubles dans la séquence comportementale

B - Anomalies peu fréquentes

- 1 - Masochisme, sadisme
- 2 - Fétichisme
- 3 - Rapports interspécifiques
- 4 - Rapports entre l'homme et les animaux

V - L'ANIMAL, MODELE EXPERIMENTAL DU COMPORTEMENT HUMAIN

=====

- A - Dans l'ontogénèse des caractères sexuels
- B - Dans le comportement sexuel normal
- C - Dans les mécanismes internes du comportement sexuel
- D - Dans les anomalies du comportement sexuel

CONCLUSIONS

BIBLIOGRAPHIE

I N T R O D U C T I O N

=====

Le comportement sexuel animal, contrairement au comportement sexuel humain, n'a jamais fait auparavant l'objet de recherches approfondies, n'a jamais attisé des débats passionnés et contradictoires, n'a jamais subi les "tabous" et les répressions dont notre sexualité d'humains se remet à peine.

Il est vrai que l'animal, bête, instinctif, sans conscience, à la mémoire courte et sans imagination ne s'accouple que pour se reproduire, accomplit son devoir envers l'espèce et ignore le plaisir ...

Cependant, depuis quelques années, les éthologues s'intéressent particulièrement à nos quadrupèdes familiers et ceci pour plusieurs raisons :

- Par ses mécanismes et ses caractéristiques très stéréotypés le comportement sexuel permet l'étude de comportements beaucoup plus généraux (la différence entre l'acquis et l'inné par exemple).
- Par sa préparation (formation du couple), son épicycle (l'accouplement) et ses conséquences (gestation, naissance et élevage des jeunes) il est au centre des mécanismes sociaux.
- C'est un des rares comportements destinés à la survie de l'espèce et non à la survie de l'individu.
- Il autorise de nombreuses expériences totalement impossibles sur l'humain et constitue ainsi, dans certaines limites que nous définirons plus tard, un modèle expérimental pour l'étude de la sexualité humaine.

"Le comportement sexuel est fondé sur un processus d'échange de signaux spécifiques qui joue un double rôle : en permettant à un mâle et une femelle de même espèce de se choisir sans erreur et sans apprentissage ; en synchronisant progressivement leur motricité et leur excitation pour donner, en temps voulu, un maximum de chances statistiques aux gamètes mâle et femelle de se rencontrer". (CZYBA-COSNIER - 1979)

Dans une première partie, nous envisagerons l'ontogénèse des caractères sexuels, c'est-à-dire leur séquence d'apparition au cours de la vie embryonnaire, foetale et prépubertère.

Dans une deuxième partie, nous étudierons le comportement sexuel normal c'est-à-dire les relations entre les partenaires.

Puis nous essaierons d'analyser les mécanismes internes, c'est-à-dire les déterminismes hormonaux et nerveux de ce type de conduite.

Dans une quatrième partie nous aborderons les variations et les anomalies de ce comportement, en essayant de préciser l'origine du trouble.

Enfin, nous évoquerons la possibilité de comparer comportement animal et comportement humain. L'animal peut-il servir de modèle expérimental à l'étude du comportement humain ? La psychologie, la psychiatrie, la sexologie ont-elles besoin de l'ethologie expérimentale animale ?

Nous ne parlerons pas du comportement maternel et parental qui fait l'objet, à notre avis, d'une étude particulière et approfondie.

I - ONTOGENESE DES CARACTERES SEXUELS

=====

Chez tous les animaux à reproduction sexuée, il y a obligatoirement mise en présence de deux organismes de sexes "opposés" pour assurer la fécondation et la pérennité de l'espèce.

La distinction entre mâle et femelle se fait en considérant un certain nombre de caractères propres à chaque sexe : les caractères sexuels.

Normalement à la simple observation chez l'adulte des organes génitaux externes et de certaines caractéristiques morphologiques (mamelle, musculature, phanères, taille etc...) la distinction entre les deux sexes se fait aisément et sans ambiguïté possible.

(Nous verrons plus loin que ces éléments distinctifs du sexe phénotypique ne sont pas toujours aussi évidents).

En fait, de la formation du zygote jusqu'à la puberté, ces caractères sont la conséquence d'un enchaînement plus ou moins continu et progressif d'événements dont la séquence constitue l'ontogénèse des caractères sexuels.

Selon une étude chronologique nous pouvons classer ces caractères en cinq catégories :

- caractères sexuels primordiaux
- " " primitifs
- " " primaires
- " " secondaires
- " " tertiaires

A - Les caractères sexuels primordiaux
ou sexe génétique

Pour toutes les cellules de la lignée somatique les molécules d'ADN qui supportent le code génétique se révèlent au cours d'une mitose sous la forme de $2n$ chromosomes.

Ainsi $2n = 64$ chez le cheval
 $= 60$ chez le taureau
 $= 54$ chez le mouton
 $= 40$ chez le porc
 $= 78$ chez le chien
 $= 38$ chez le chat
 $= 42$ chez le rat
 $= 46$ chez l'homme

Parmi ces chromosomes on retrouve toujours deux hétérochromosomes (ou gonosomes ou chromosomes sexuels) désignés par les lettres **XX** pour le sexe femelle et **XY** pour le sexe mâle. Ces deux chromosomes constituent les caractères sexuels primordiaux.

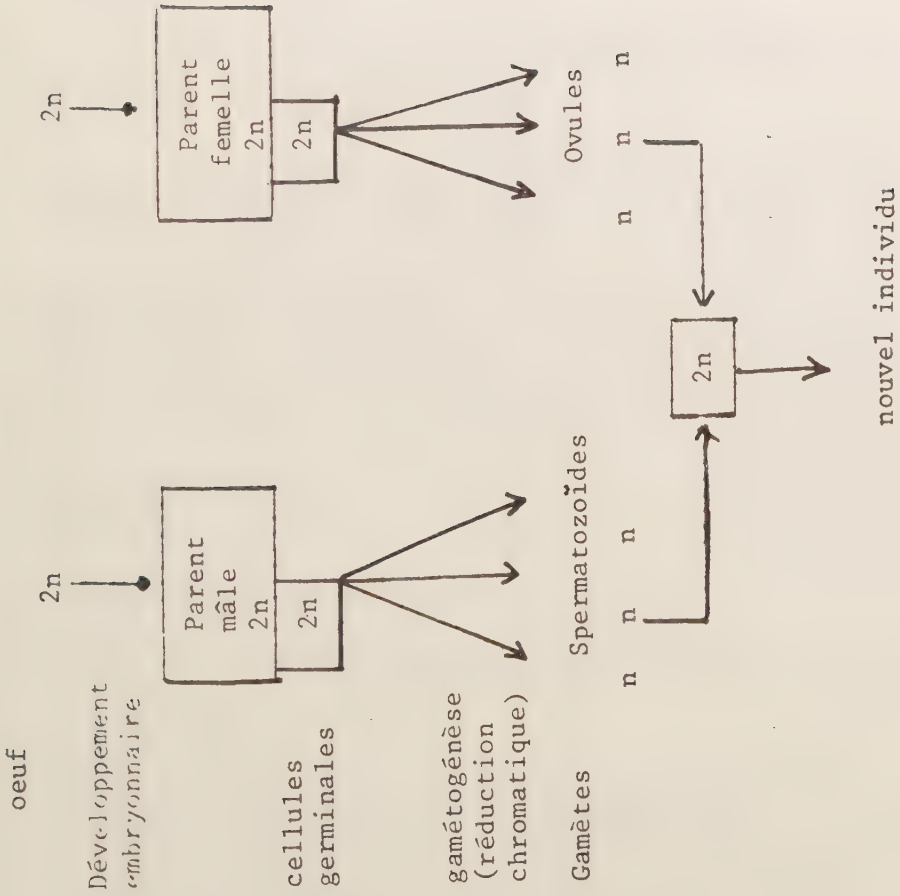
Par un phénomène de réduction chromatique de méiose au cours de la gamétogénèse, les gamètes ne contiennent plus que la moitié du stock chromosomique.

Ainsi chaque cellule somatique de taureau contient : 58 autosomes + **XY**

chaque cellule somatique de vache contient : 58 autosomes + **XX**.

Un spermatozoïde contiendra : 29 autosomes + X
 ou 29 autosomes + Y

alors que tous les ovocytes seront : 29 autosomes + X



Ce sexe génétique est donc fixé dès la fécondation par le caryotype du spermatozoïde. Si le spermatozoïde contient un X, il engendrera obligatoirement une femelle, s'il contient un Y il engendrera obligatoirement un mâle.

Spermatozoïdes		Ovules	
X	+	X	= femelle XX
Y	+	X	= femelle XY

Depuis la découverte de BARR et BERTRAM en 1949, par simple examen cytologique d'une cellule somatique on peut déterminer le sexe génétique d'un individu.

En effet, dans chaque cellule femelle se trouve une masse de chromatine accolée à la face interne de la membrane nucléaire. Ce corpuscule est absent dans le noyau des cellules mâles. La présence de corpuscule fixe donc le sexe chromatinien femelle.

La mise en évidence de ce sexe génétique peut donc se faire de deux façons :

- soit la mise en évidence, après coloration, de la présence du corpuscule de BARR dans le noyau d'une cellule somatique (épithélium buccal, leucocyte)
- soit en établissant le caryotype après mise en culture (fibroblastes, moëlle osseuse, lymphocytes), blocage de la mitose au stade métaphase puis coloration.

La fécondation doit logiquement aboutir à 50 p. cent de mâles et 50 p. cent de femelles. En fait le maintien du sexe ratio (taux de naissance des mâles par rapport au nombre total de naissances) ne semble pas dû au hasard de la fécondation. En effet il y a beaucoup

plus d'oeufs fécondés mâles (XY) (la glaire cervicale, véritable filtre à spermatozoïdes, laisse passer préférentiellement les spermatozoïdes porteurs de l'Y) mais la mortalité embryonnaire s'acharne beaucoup plus contre les blastocytes mâles et le sex ratio est ainsi maintenu (CZYBA - 1977).

B - Les caractères sexuels primitifs ou sexe gonadique

Dès que la fécondation a eu lieu le développement embryologique commence et le zygote, par une suite de plusieurs milliards de mitoses et par de très nombreuses différenciations cellulaires, va donner le nouveau né harmonieux et parfaitement conformé, si tout se passe bien. Mais la seule cellule diploïde ($2n$ chromosomes) du zygote possède au sein de son programme génétique toutes les possibilités. N'importe quelle cellule de l'embryon, par multiplication et différenciation pourrait théoriquement donner naissance à n'importe quel organe. Heureusement, par une succession subtile et très complexe de répressions et d'inductions, provenant d'ailleurs d'autres cellules embryonnaires ce sont seulement telles ou telles possibilités du programme qui vont s'exprimer. C'est le phénomène d'induction embryonnaire.

Le développement embryologique, correspondant à toute la durée de la gestation, est classiquement divisé en deux périodes :

La première, qualifiée de développement embryonnaire, concerne les toutes premières semaines (2 mois chez la femme, 40 jours chez la jument, 45 jours chez la vache, 1 mois chez la brebis et la chèvre, 35 jours chez la truie, 30 jours chez la chienne, 25 jours chez la chatte) et correspond à la mise en place des ébauches des différents organes (BARONE - 1978).

La deuxième, qualifiée de développement foetal, permet la croissance par simple multiplication cellulaire de ces différents organes.

1) Le stade indifférent

Pendant le développement embryonnaire, va se mettre en place la gonade indifférenciée dont la structure est exactement la même chez l'embryon génétiquement mâle et chez l'embryon génétiquement femelle. Le sexe gonadique n'est donc pas encore déterminé, nous sommes au stade indifférent.

Cette gonade indifférenciée comporte deux éléments : des éléments germinaux, futurs gamètes et des éléments somatiques, assurant le support de ces futurs gamètes.

Ces cellules germinales primordiales (ou gonocytes primordiaux) apparaissent précocément (3ème semaine chez l'homme) au niveau du diverticule allantoïdien puis migrent activement à travers le mésentère dorsal vers la crête génitale.

Cette crête génitale est constituée par un épaissement de l'épithélium coelomique de chaque côté de la ligne médiane dorsale de l'embryon, au niveau du mésonephros.

Les éléments somatiques sont constitués par l'épithélium coelomique et le blastème somatique commun ; tout ceci assure le soutien des futures spermatogonies ou des futures ovogonies.

Dans le même temps les conduits génitaux internes (canaux de Wolf et canaux de Muller) ainsi que les organes génitaux externes indifférents se mettent en place.

Donc, à la fin du développement embryologique rien ne peut encore distinguer le mâle de la femelle en ce qui concerne les caractères sexuels primitifs (cf. schéma n° 1) (CZYBA, GIROD, COSNIER, LAURENT 1973).

2) Sexualisation de la gonade indifférenciée

a) Différenciation mâle

C'est au tout début du développement foetal que se réalise la différenciation testiculaire.

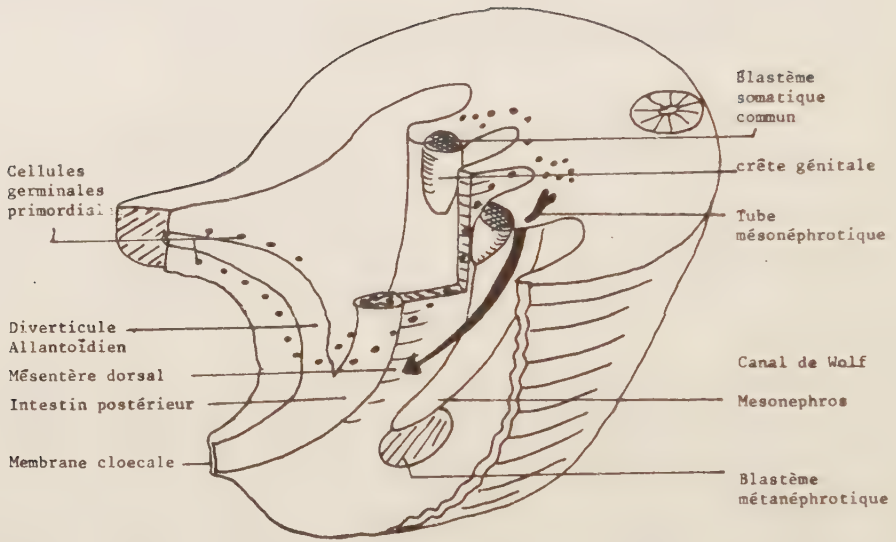
Le blastème somatique commun va former les cordons testiculaires d'une part et les cellules interstitielles de Leydig d'autre part. La future fonction exocrine (excrétion des spermatozoïdes) et endocrine (sécrétion de testostérone) est ainsi assurée. Ces cellules interstitielles sécrètent d'ailleurs immédiatement des androgènes et conditionnent ainsi le développement de tout l'appareil génital mâle.

L'évolution des canaux de Wolf, des connexions génito-urinaires et des tubes mésonéphrotiques va réaliser la mise en place des conduits génitaux internes mâles (cônes efférents, canaux épидидymaires, canaux déférents, vésicules séminales et canaux éjaculateurs) tandis que les canaux de Muller régressent presque complètement (ils donneront cependant l'utricule prostatique, future prostate).

Donc, au premier tiers de la gestation la gonade mâle est différenciée.

b) Différenciation femelle

Elle s'opère généralement avec une semaine de retard par rapport à la différenciation testiculaire.



SCHEMA N° 1

COUPE TRANSVERSALE D'UN EMBRYON HUMAIN
A LA SIXIEME SEMAINE

(Migration des gonocytes primordiaux
vers le blastème somatique commun)

(d'après LAURENT)

Le blastème commun s'organise en cordons cellulaires qui vont emprisonner les gonocytes primordiaux et former ainsi des follicules primordiaux.

Ici, les cellules interstitielles ne s'individualiseront que beaucoup plus tard et l'appareil génital femelle se développera sans aucune imprégnation oestrogénique. Quant aux canaux génitaux internes (trompes utérines, utérus, partie supérieure du vagin), ils s'individualiseront uniquement à partir des canaux de Muller ; toutes les autres formations (Mésonephros, canaux de Wolf, connexions génito-urinaires) régressent.

3) Mise en évidence des caractères sexuels primitifs

a) Chez le mâle

Si le développement s'est poursuivi normalement, on trouve toujours le testicule dans une position anatomique facilement accessible : le scrotum.

Mais le simple examen clinique (appréciation de l'emplacement normal, du volume, de la forme, de la consistance) ne suffit pas toujours. Un examen histologique après biopsie testiculaire est nécessaire pour identifier de façon sûre la gonade.

b) Chez la femelle

L'examen clinique de l'ovaire (palpation par voie rectale chez la jument et chez la vache, endoscopie pour les autres espèces) permet une première identification. Là aussi on pourrait envisager une biopsie ovarienne après laparotomie pour lever toute ambiguïté sur la nature de la gonade. En pratique, ce dernier examen n'est jamais réalisé.

C - Les caractères sexuels primaires ou sexé gonophorique

Les caractères sexuels primaires sont constitués par les conduits génitaux et par les organes génitaux externes.

1) Les conduits génitaux

Nous avons abordé leur étude dans le chapitre précédent car leur apparition est intimement liée dans le temps et dans l'espace à la différenciation gonadique. Rappelons simplement ici que les conduits génitaux se développeraient spontanément en conduits femelles sans la sécrétion précoce, chez le mâle, de testostérone par les cellules interstitielles. Notons également que chez la femelle, seuls les canaux de Muller se développent en conduits génitaux.

Quant à la partie inférieure de ces conduits, elle est développée à partir du sinus urogénital (partie inférieure du vagin, hymen et vestibule vulvaire chez la femelle ; urètre prostatique, urètre manbraneux et glandes de Cowper chez le mâle).

2) Les organes génitaux externes

A la fin du stade indifférent, les ébauches mises en place à partir de la membrane cloacale didermique, sont : la membrane urogénitale et les deux bourrelets génitaux.

Chez la femelle, le tubercule génital, les replis génitaux et les bourrelets génitaux vont donner respectivement le clitoris, les petites lèvres et les grandes lèvres.

Chez le mâle, le tubercule génital se développe beaucoup plus pour former la verge et le gland, les replis génitaux se soudent sur le plan médian pour former l'urètre pénien, puis les bourrlets génitaux se soudent pour former le scrotum (cf. schéma n° 2).

Enfin, peu avant la naissance, les testicules terminent leur migration et viennent se localiser dans le scrotum.

3) Mise en évidence des caractères sexuels primaires

a) Chez la femelle

Le simple examen clinique des organes génitaux externes et l'examen au spéculum ou par endoscopie ou par toucher rectal, permet facilement d'identifier ces caractères sexuels.

b) Chez le mâle

Les organes génitaux externes sont également facilement observables mais l'examen des conduits génitaux internes nécessite une intervention chirurgicale.

Nous avons suivi, de la fécondation à la naissance, le sexe génétique, le sexe gonadique et le sexe gonophorique. Nous avons constaté que l'apparition de ces différents caractères sexuels était beaucoup plus progressive et nuancée que ne le laissait prévoir notre classification. Cette classification est cependant nécessaire car à tous les niveaux il peut y avoir des perturbations qui modifieront plus tard l'apparition des caractères sexuels secondaires (sexe somatique) et des caractères sexuels tertiaires (sexe comportemental phénotypique).

Avant de poursuivre cette étude de l'ontogénèse des caractères sexuels, il nous faut mentionner la sexualisation de l'hypothalamus et de l'hypophyse. "On pourrait en effet considérer que ce phénomène est le dernier en date des caractères sexuels primaires, puisque le complexe hypothalamo-hypophysaire appartient fonctionnellement à l'appareil génital et qu'il conditionne, avec les gonades, l'apparition et le développement de l'ensemble des caractères sexuels secondaires" (CZYBA 1973).

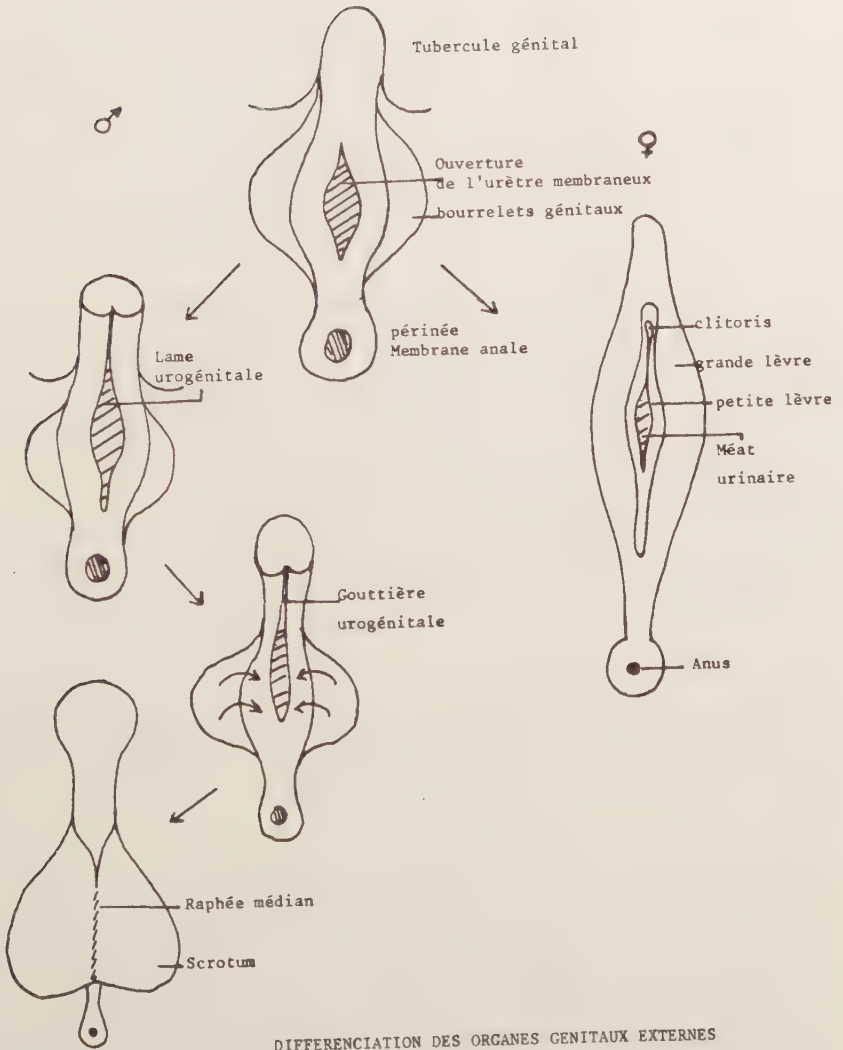
Nous verrons dans la troisième partie de cette étude toute l'importance (et la fragilité) de la période périnatale dans la différenciation sexuelle du système nerveux et en particulier de l'hypothalamus. Toute intervention hormonale durant cette période peut avoir des effets néfastes sur le développement des autres caractères sexuels.

Une fois l'hypothalamus "sexualisé", on commence la période "neutre", des quelques jours après la naissance jusqu'à la puberté. Tous les caractères sexuels primaires sont donc en place, non pas à la naissance, mais quelques jours après la naissance.

D - Les caractères sexuels secondaires ou sexe somatique

Classiquement les caractères sexuels secondaires apparaissent à la puberté, période de la vie marquée par le début de l'activité des gonades et "par la mise en route du gonostat hypothalamo-hypophysaire qui sécrète alors des quantités importantes d'hormones gonadotropes" (CZYBA 1973).

La date d'apparition de la puberté est très variable selon l'espèce considérée, et même selon l'individu considéré, comme l'indique le tableau suivant :



DIFFERENCIATION DES ORGANES GENITAUX EXTERNES

Etalon	13 - 24 mois
Jument	12 - 18 mois
Taureau	9 - 12 mois
Vache	10 - 12 mois
Bélier	4 - 6 mois
Brebis	5 - 8 mois
Verrat	5 - 8 mois
Truie	6 - 7 mois
Chien	8 - 10 mois
Chienne	6 - 9 mois
Chat	7 - 12 mois
Chatte	4 - 7 mois
Lapin	6 - 7 mois
Lapine	3 - 4 mois
Rat	40 jours
Ratte	42 + 7 jours
Singe Rhésus .	4 - 5 ans
Guenon Rhésus	2 - 3 ans

(d'après VAISSAIRE)

La puberté n'est pas un phénomène d'apparition brutale, mais conditionné par le développement, depuis la naissance, du sexe gonadique.

Les caractères sexuels secondaires, responsables du dimorphisme sexuel (différence somatique et fonctionnelle entre le mâle et la femelle), se développent grâce à une véritable inondation de l'organisme par les hormones sexuelles. Mais ces hormones existent déjà, à faible taux, depuis la formation des gonades à des corticosurrénales, conditionnent en partie le développement des caractères sexuels primaires, et interviennent enfin dans tous les métabolismes.

1) Les caractères sexuels secondaires du mâle

Tout d'abord la puberté est marquée par le début de la spermatogénèse.

En effet à la naissance, les tubes séminifères du mâle ne présentent que deux types de cellules :

- des petites cellules de soutien, futures cellules de SERTOLI
- de grandes cellules germinatives, futures spermatogonies.

L'apparition des premiers spermatozoïdes se ferait vers 220 j chez le taureau, 110 jours chez le porc, 20 mois chez le cheval (BARONE 1978). D'autre part, le fonctionnement des glandes annexes (prostate et vésicules séminales) débute à ce stade.

Au niveau somatique de nombreux caractères différencient le mâle de la femelle. La taille, le poids, la croissance sont plus importants chez le mâle. La répartition des masses musculaires est également particulière (développement de l'avant train et du garrot chez le cheval et le taureau par exemple).

Le développement du squelette est également plus important, en particulier au niveau du crâne (tête plus large) et du membre antérieur. Les phanères sont particulières aussi : cornes chez le bélier, pelage plus abondant et plus grossier chez le bélier et le taureau.

La formule dentaire comporte des canines chez l'étalon et le verrat alors que ces dents sont très réduites ou inexistantes chez les femelles respectives.

On peut noter que la castration pratiquée avant la puberté provoque de graves perturbations dans le développement des caractères sexuels primaires et empêche l'apparition des caractères sexuels secondaires. Cependant le développement somatique se poursuit un peu différemment et aboutit à la morphologie de type "castrat" (grand format du boeuf, train avant allégé du hongre, adiposité du chat castré).

2) Les caractères sexuels secondaires de la femelle

La puberté femelle est marquée essentiellement par l'apparition de l'activité cyclique de l'ovaire, elle-même sous la dépendance du fonctionnement cyclique du gonostat hypothalamo-hypophysaire (qui, rappelons-le, est continu chez le mâle).

Sous l'influence de Gn-Rh hypothalamiques, l'hypophyse libère FSH et LH qui permettent la maturation du follicule et la sécrétion des oestrogènes en quantité importante et suffisante pour induire des transformations somatiques.

Le caractère sexuel secondaire femelle le plus important est le développement mammaire dans l'espèce humaine. Chez les espèces domestiques et de laboratoire, il n'est pas du tout spectaculaire. En effet les oestrogènes ne favorisent qu'un développement canaliculaire réduit ; c'est seulement pendant la gestation et surtout à la parturition que le développement tubulo-alvéolaire (sous l'influence oestro-progestéronique) et que la lactogénèse (sous l'influence de la prolactine) s'effectueront.

3) Mise en évidence des caractères sexuels secondaires

L'examen rapide de l'animal permet facilement de mettre en évidence le sexe somatique. Cependant sous peine de navrante confusion, cette appréciation doit être souvent liée à l'observation des organes génitaux externes. En effet au simple "coup d'oeil" il est souvent difficile, voire impossible de distinguer le mâle de la femelle chez nos espèces domestiques alors que cette confusion est bien plus rare dans l'espèce humaine (nue évidemment ...).

E - Les caractères sexuels tertiaires ou sexe comportemental phénotypique

Comme nous l'avons vu dans la définition, le comportement sexuel correspond à un véritable "dialogue" entre les deux partenaires sexuels.

Il est donc évident que l'ontogénèse des caractères sexuels tertiaires est un phénomène très complexe et nous en retrouvons des éléments non seulement pendant le développement embryologique mais également pendant la période "neutre" de la naissance à la puberté. En effet pendant toute cette période infantile, sans différenciation spectaculaire, sans phénomène physiologique important remarquable, s'opère le si complexe et si déterminant processus d'imprégnation. Ce phénomène, décrit dès 1935 par Konrad Lorenz, a donné lieu à de très nombreuses études et semble fondamental au futur équilibre psychologique, comportemental et social de l'individu.

Ce problème ne sera évoqué que brièvement ici, pour être repris plus complètement dans la suite de notre travail.

1) Déterminisme génétique du comportement sexuel :

Nous avons vu que dès la formation de l'oeuf, les caractères sexuels primordiaux se mettaient en place définitivement. Des perturbations dans la formation du caryotype, aussi bien en ce qui concerne les gonosomes que les autosomes, vont déterminer bien évidemment des troubles de l'organogénèse de l'appareil génital mais également des glandes endocrines et de tout le système nerveux dont dépend le comportement sexuel.

Il ne nous appartient pas ici de faire un inventaire de ces anomalies chromosomiques, mais pratiquement tous les cas d'intersexualité gonosomique (syndromes de KLINEFELTER XXY, de TURNER XO, de polygonosomie XXXY ou XYY) et d'intersexualité gonadique (hermaphrodisme avec ou sans mosaïque XX-XY) font apparaître des troubles graves de l'organogénèse de l'appareil génital et des déviations du comportement sexuel (BERTRAND 1975).

De plus, une part importante des séquences du comportement sexuel est "innée" et donc génétiquement programmée. On sait, grâce à MANNING que la modification d'un seul gène entraîne un changement dans les parades sexuelles de la drosophile.

GRUNT et YOUNG chez le cobaye ainsi que Mc GILL chez la souris, ont démontré l'existence d'un déterminisme génétique dans la séquence du comportement sexuel. (La durée de la lordose, le nombre d'éjaculations et d'intromissions, la durée de la période réfractaire sont transmissibles héréditairement).

2) Déterminisme endocrinien et nerveux du comportement sexuel

Nous envisagerons, dans la troisième partie de cette étude, les mécanismes internes du comportement sexuel, essentiellement endocriniens et nerveux.

Bien évidemment, au cours de la vie embryonnaire et foetale de l'individu, les moindres perturbations de l'organogénèse et de la différenciation des gonades et du système nerveux central vont se répercuter sur le comportement sexuel.

La plupart des éléments comportementaux sont étroitement liés à des facteurs endocriniens et donc la sexualisation endocrinienne précoce de l'embryon conditionnera ce comportement. Par exemple chez le mâle, on ne

peut pas induire, par des injections d'oestrogènes, des comportements féminins.

3) Déterminisme social du comportement sexuel

Nous abordons là l'une des découvertes les plus intéressantes de l'éthologie contemporaine.

En effet, malgré une ontogénèse tout à fait normale au cours du développement embryologique, certains éléments d'environnement social et affectif sont, à certaines périodes sensibles de la vie infantile, nécessaires et déterminants sur le futur comportement sexuel de l'adulte.

De nombreuses expériences d'élevage en isolement (technique du Kaspar Hauser) des oiseaux et des mammifères révèlent un animal incapable d'identifier son partenaire spécifique et d'extérioriser un comportement sexuel normal.

"Il semble que le jeu prépubertaire qui existe pratiquement chez tous les mammifères soit nécessaire pour la mise en place correcte, dans un ensemble intégré, des différents éléments du comportement sexuel" (CZYBA-1973).

Ces phénomènes d'imprégnation, d'apprentissage et d'expérience font donc partie intégrante de l'ontogénèse des caractères sexuels tertiaires ; cette notion de sexe comportemental phénotypique, du fait de cette influence considérable de l'environnement, ne peut être assimilée à un caractère sexuel secondaire uniquement tributaire du code génétique et de la sexualisation de l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique.

F - Les caractères sexuels quaternaires
ou sexe comportemental socio-culturel

Nous ne pouvons que citer ces caractères sexuels. Ils sont en effet typiquement humains car intimement liés au langage et à tous les média.

Chez l'homme, dans les vingt quatre heures qui suivent la naissance, le sexe d'état civil est définitivement décidé.

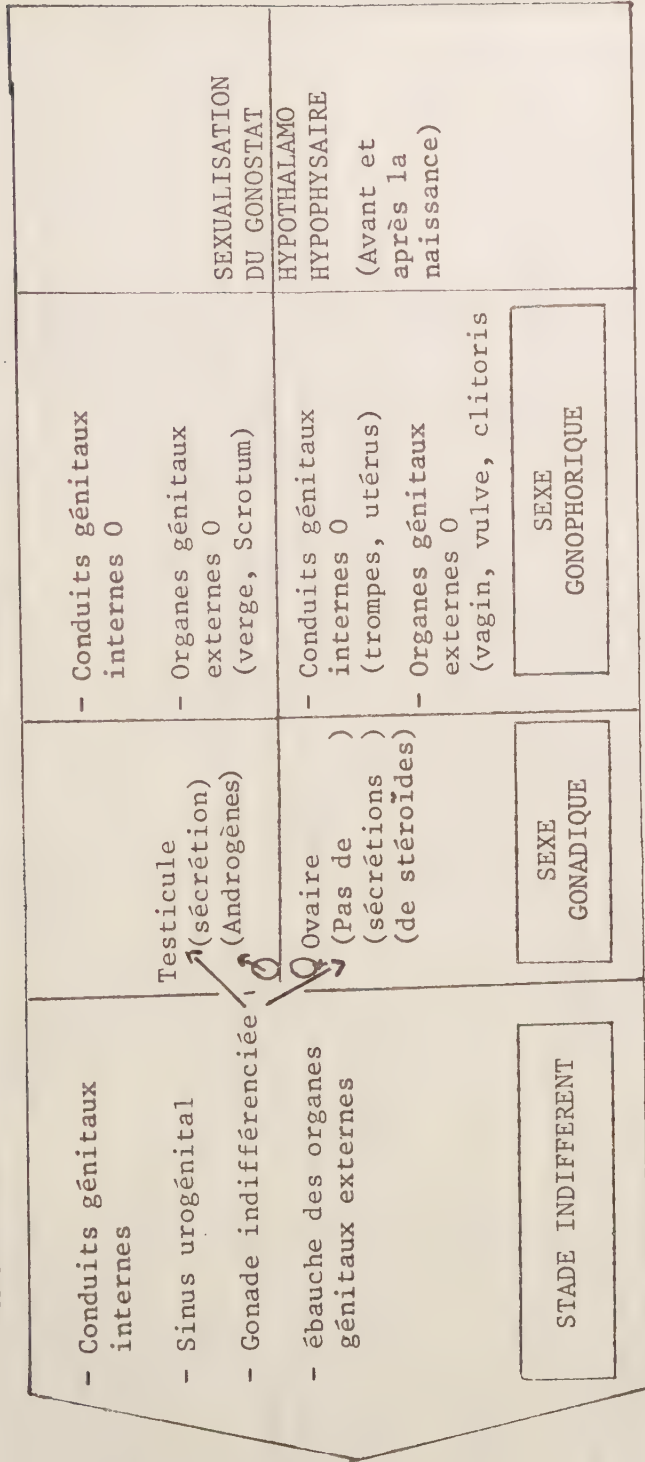
Ensuite le très jeune enfant acquiert très précocément son identité sexuelle et se fait très rapidement une idée de la place qu'il tiendra dans la société en fonction de son sexe. Tous les signaux culturels et sociaux qu'il reçoit de son environnement sont des inductions du développement de ses caractères sexuels quaternaires.

Rapidement également apparaît la fonction érotique. Nous verrons dans la dernière partie de cet ouvrage que l'animal ignore cette fonction tout simplement parce que le langage oral, la culture et la recherche spécifique du plaisir sont exclusivement humains.

FECONDATION

DEVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

DEVELOPPEMENT FOETAL



SEXE
GENETIQUE

XY
Oeuf ou
XX

ONTOGENESE DES CARACTERES SEXUELS (d'après CZYBA)

♂	- Imprégnation maternelle - Imprégnation sexuelle	- Sécrétion d'hormones mâles - Mise en place des caractères sexuels secondaires mâles - Fin du développement de l'appareil génital mâle	- L'appareil génital est fonctionnel - Acquisition de l'expérience sexuelle - Emission de spermatozoïdes
	♀ - Imprégnation maternelle - Imprégnation sexuelle	- Sécrétion d'hormones femelles - Mise en place des caractères sexuels secondaires femelles - Fin du développement de l'appareil génital femelle	- Les premiers cycles apparaissent - Acquisition de l'expérience sexuelle - Emission d'ovules à chaque cycle
SEXE D'ETAT CIVIL STADE NEUTRE	SEXE SOMATIQUE SEXE COMPORTEMENTAL		

II - ETHIOLOGIE DU COMPORTEMENT SEXUEL NORMAL

=====

Dans cette seconde partie, nous allons étudier le comportement sexuel tel qu'il se déroule normalement.

Dans un premier chapitre nous aborderons le contexte social et spatial dans lequel s'opère le rapprochement des partenaires, dans un deuxième chapitre nous étudierons toutes les séquences comportementales et dans un troisième, nous essaierons d'analyser les variations de l'activité sexuelle.

A - Contexte social et spatial

La mise en jeu du comportement sexuel n'est pas un fait ponctuel qui se réalise au hasard d'une rencontre entre deux partenaires sexuels.

Le rapprochement entre le mâle et la femelle dépend de mécanismes très précis où interviennent deux notions essentielles : le territoire et la hiérarchie au sein du groupe social (SIGNORET 1978).

1) Le territoire

De nombreux animaux sauvages sont dits "territoriaux" c'est-à-dire qu'ils défendent, contre leurs congénères, une zone déterminée qui constitue le cadre de vie permanent ou qui n'est occupée que pendant la période d'accouplement. Ainsi, chez le kob d'Ouganda, (étudié par LEUTHOLD et BUECHNER) il existe un territoire réservé à la reproduction. Chaque kob mâle, au prix de violentes luttes, occupe une zone de 15 à 30 mètres de diamètre, au centre de laquelle il se tient. (Un territoire comporte ainsi 30 à 40 zones individuelles). Les femelles en oestrus circulent librement sur ces différentes zones et acceptent ou refusent l'accouplement avec tel ou tel mâle.

Le territoire peut donc être permanent (chevreuil, castor, renard) ou saisonnier (plages utilisées par les harems d'otaries et d'éléphants de mer). Le territoire influe évidemment sur la rencontre des partenaires. Souvent c'est le mâle qui prend possession du territoire et qui le défend par tout un langage "agressif" (postures, cris, marquage par les urines ou autres sécrétions très odorifères). Toutes ces parades, outre la défense du territoire, peuvent servir à attirer les femelles en période de rut (cervidés, rongeurs, carnivores).

En général ces animaux territoriaux forment des couples monogames (loups) ou polygames (le cerf et son harem de biches). Le cas le plus simple est celui où mâles et femelles occupent des territoires individuels permanents ; l'agressivité ne disparaît alors que pendant la période de reproduction (écureuils de l'espèce *Tamias*).

Par contre, les animaux non territoriaux vivent en troupes dans un "domaine vital" qu'ils partagent avec d'autres groupes et d'autres espèces. Dans ces conditions, c'est souvent la structure de harem qui prédomine et c'est là qu'intervient le problème de la hiérarchie sociale.

2) La hiérarchie

Le problème de la hiérarchie sociale est permanent dans un groupe d'animaux mais il se manifeste avec une particulière intensité au moment des périodes d'accouplement, les dominants excluant partiellement ou totalement les dominés de la reproduction.

Ce phénomène a très bien été étudié chez les primates (IMANISHI 1972) mais également chez les ongulés (FRASER 1968) et les rongeurs de laboratoires (ROPARTZ 1970).

Par exemple chez les singes japonais, nous sommes en présence d'un système social matrilineaire ; en effet la mère, s'accouplant avec plusieurs mâles, donnera naissance à un petit qui ne reconnaîtra que sa mère.

Les jeunes femelles restent en contact étroit avec la mère, au centre de la troupe, tout au long de la vie tandis que les jeunes mâles, dès l'âge de deux ans gagnent la périphérie du groupe.

L'organisation générale du groupe est la suivante : au centre se trouvent les mâles dominants ainsi que les femelles dominantes avec leurs petits ; autour de ce noyau central, évoluent les femelles dominées avec leurs petits ; enfin à la périphérie vivent les jeunes mâles de 3 ans à 7 ans, qui quittent le groupe vers l'âge de 7 ans, ou deviennent à leur tour des mâles dominants en regagnant le noyau central.

Or, il se trouve que dans un tel système, les mâles issus de femelles dominantes deviennent le plus souvent dominants eux-mêmes lorsqu'ils sont adultes, car ils passent toute leur jeunesse plus près du noyau central que les mâles issus de femelles dominées.

Dans ce système ce sont toujours les mâles dominants qui ont priorité sur les autres pour l'accouplement.

Si un mâle issu de la femelle la plus supérieure, devient au fil des ans, le leader suprême de la troupe, il doit logiquement s'accoupler avec sa propre mère. Or les observations montrent que l'inceste est toujours évité et que le mâle, qui se retrouve dans une telle situation préfère quitter la troupe (et toutes ses prérogatives de chef) que de commettre l'inceste. Ce phénomène intéressant suggère l'origine de l'exogamie (IMANISHI 1972).

Chez les mammifères domestiques ces notions de territoire et de hiérarchie sociale sont rendues beaucoup moins évidentes par l'élevage en claustration. La structure sociale naturelle a été observée chez des espèces sauvages ou retournées à l'état sauvage.

Ainsi chez les chevaux, les bovins, les ovins, les caprins et les porcins, la structure de base semble être une famille matriarcale c'est-à-dire une mère, ses filles et leurs descendants impubères. En général les mâles quittent ce troupeau à la puberté, vivent alors isolés ou en petits groupes instables et ne réintègrent la famille qu'en période de reproduction.

Chez le cheval, nous sommes en présence d'une structure de harem ; l'étalon dominant exclue totalement les autres mâles de la reproduction.

Chez les bovins, la structure de harem est moins précise et le taureau dominant n'exclue jamais totalement les autres taureaux.

Il est à remarquer que cette "concurrence" entre mâles est utilisée couramment dans les centres d'insémination artificielle où l'on exploite cette "jalousie". En effet, on récolte un sperme de bien meilleure qualité lorsque l'un des deux taureaux assiste "impuissant", à la monte de la "vache artificielle", par son rival. (SIGNORET 1971).

La période de rut est en général beaucoup moins dramatique chez les espèces domestiques que chez les ongulés sauvages où l'on peut assister à des combats d'une violence spectaculaire pour la possession d'une ou plusieurs femelles.

Chez le chien, la notion de hiérarchie est plus que floue du fait de la dépendance totale de l'animal pour son maître.

Ce n'est que dans les meutes ou les troupes de chiens sauvages d'Afrique et d'Australie, que le comportement de groupe, a pu être observé.

Cette hiérarchie intervient d'ailleurs bien plus au moment de la prise alimentaire que pendant le comportement sexuel. En effet, chez ce carnivore, le choix du partenaire sexuel est très souvent le fait de la femelle qui exprime très sévèrement ses préférences pour tel ou tel mâle, sans critère perceptible pour les humains.

La monogamie observée chez les loups, n'est pas du tout de règle chez les chiens.

Chez le lapin domestique, la notion de territoire est particulièrement importante dans l'accomplissement du comportement sexuel. En effet, chaque éleveur sait qu'il faut toujours mettre la femelle "à féconder" dans la cage du mâle et jamais l'inverse sous peine de cuisantes déconvenues.

Nous venons donc de voir comment s'opérait le rapprochement des partenaires sexuels en fonction de leur territoire et de leur hiérarchie dans le groupe social. Nous allons à présent, à l'aide de quelques exemples, étudier le déroulement du comportement sexuel normal.

B - Séquences du comportement sexuel normal

Les mécanismes éthologiques du comportement sexuel comportent :

- La recherche du partenaire sexuel
- L'identification de l'état de réceptivité
- Les différents signaux induisant les réponses du mâle et de la femelle
- Le déroulement de la séquence.

1) Recherche du partenaire sexuel

Il nous faut tout de suite préciser plusieurs points :

Tout d'abord l'aptitude à l'accouplement est pratiquement permanente chez le mâle alors que chez la femelle, elle est souvent limitée à certaines périodes de l'année (saisons sexuelles). De plus, la femelle, contrairement à ce que l'on peut penser, n'est pas du tout passive dans la recherche du partenaire mais a un rôle essentiel dans la formation du couple. Enfin, ce sont pratiquement toujours les modifications physiologiques de la femelle (oestrus) qui induiront le début des parades sexuelles.

Chez la femelle, au moment de l'oestrus, l'activité ambulatoire et exploratoire est considérablement augmentée. Ce phénomène a été mis en évidence par LEMAGNEN (1953) chez les rongeurs de laboratoire, par SIGNORET (1970) chez les porcins, par LINDSAY (1966) chez les ovins.

Il a été prouvé par des tests objectifs que cette activité est toujours orientée vers une recherche active du mâle.

Ainsi, SIGNORET a montré, dans une épreuve en labyrinthe, que cette activité est augmentée de 30 p. cent chez la truie en oestrus. Cette augmentation d'activité apparaît 24 heures avant et persiste 48 heures après l'acceptation de l'accouplement (Tableau I).

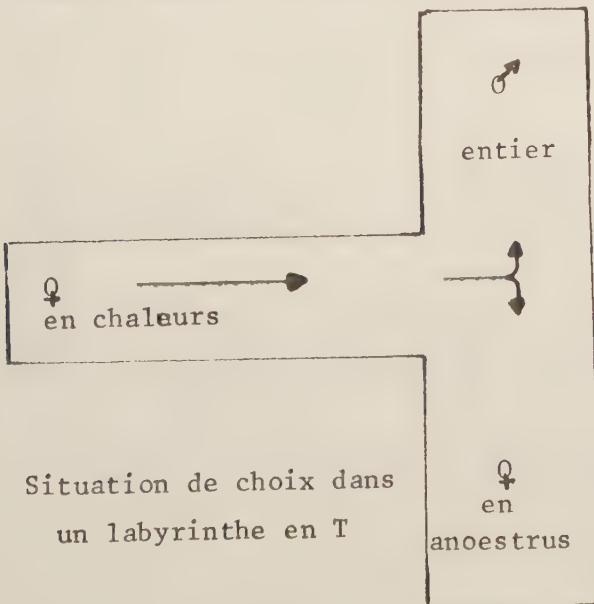
Il est intéressant de noter que cette recherche du mâle est identique chez la femelle élevée isolée, depuis la naissance, de tout contact avec un mâle de l'espèce.

De plus, la truie en oestrus est capable de distinguer un verrat d'un mâle castré (Tableau II).

Stade physiologique	Temps moyen passé : en secondes	
	Vers la femelle	Vers le mâle
Oestrus	33,91	185,79
24 h avant et 24 h après oestrus	64,17	92,02
Anoestrus	67,54	69,84

TABLEAU I (d'après SIGNORET)

"Attraction de la truie par le mâle dans une situation
de choix dans un labyrinthe en T" (d'après SIGNORET)



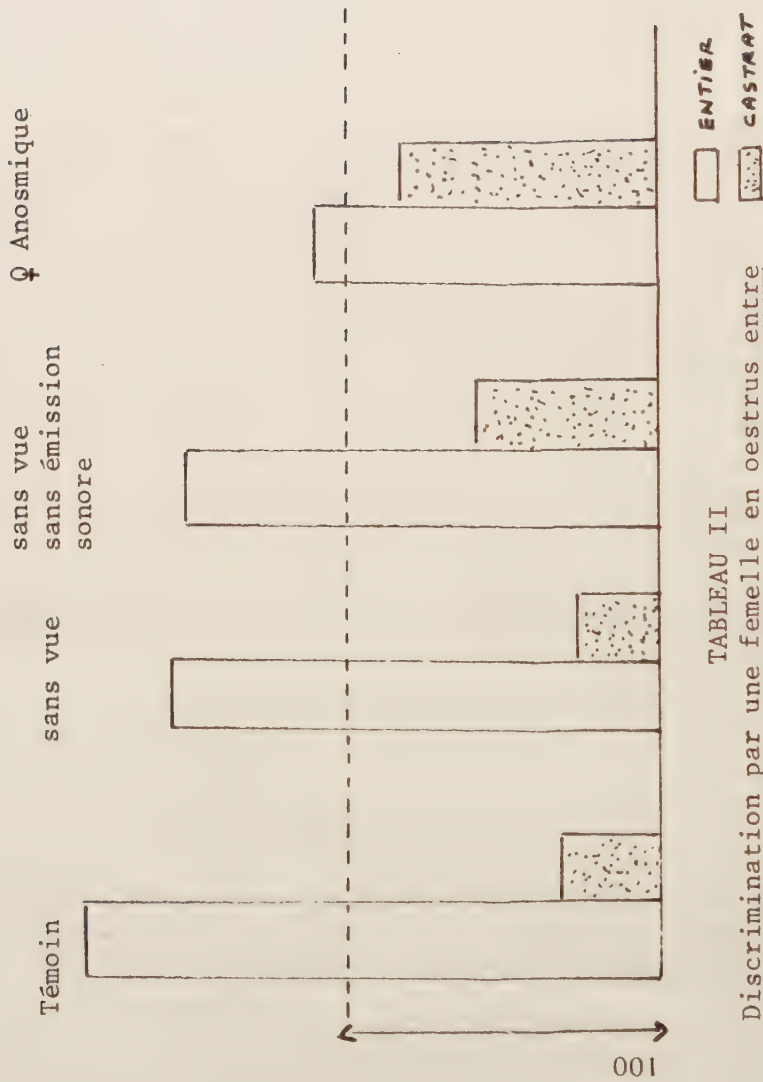


TABLEAU II
Discrimination par une femelle en oestrus entre
un mâle entier et un castrat

Chez le mâle, la recherche de la femelle en chaleur est également très active, mais il semble que sa précision ne soit pas efficace à cent pour cent.

Ainsi un verrat introduit dans un groupe de femelles hétérogènes quant à leur réceptivité sexuelle, contrôlera successivement la totalité des truies par flairages, position tête à tête, coup de tête dans le flanc et essais de chevauchement. C'est donc, par une succession d'"essais et d'erreurs" que le verrat pourra identifier la femelle en oestrus. Cependant, dans une épreuve de labyrinthe en T, le mâle passera un temps légèrement plus long vers une femelle en oestrus que vers une femelle en anoestrus (Tableau III).

Temps moyen passé en secondes auprès de	
Truies en oestrus	Truie en anoestrus
140,39	113,06

TABLEAU III

Distinction par le mâle d'une femelle en oestrus, dans une situation de choix en labyrinthe (d'après SIGNORET).

Chez les chiens, par contre, la recherche de la femelle en chaleur est très active. En effet les sécrétions vaginales de la chienne en oestrus attirent les mâles à plusieurs kilomètres de distance. Quel est d'ailleurs le propriétaire de chienne qui, lors des chaleurs de cette dernière, n'a pas été sidéré et largement incommodé par le nombre de chiens "intéressés" par son charmant animal ?

Tout propriétaire de cheval entier sait également combien il est difficile de faire travailler celui-ci lorsqu'une jument en chaleur se trouve à proximité.

Chez le rat, LEMAGNEN (1953) a également démontré, toujours par des épreuves de choix en labyrinthe, la recherche active et précise par le mâle de la femelle en oestrus.

Bien évidemment cette recherche active de la femelle n'est faite par le mâle que lorsque celle-ci est en chaleur. L'odorat est toujours essentiel dans ce type d'activité ; en effet le mâle est attiré par une "odeur sexuelle". Nous abordons là le problème des phéromones que nous étudierons dans le chapitre sur les mécanismes internes du comportement sexuel, bien que ce soient des substances émises dans le milieu extérieur.

Nous pouvons tout de suite les définir comme "toute substance chimique, libérée dans le milieu ambiant, air ou eau, correspondant à un moyen de communication intraspécifique" (ROPARTZ - 1970).

Nous verrons que ces phéromones jouent un rôle essentiel dans le rapprochement entre les deux partenaires sexuels et dans le "langage sexuel et social" de ces derniers. Ces phéromones contrôlent non seulement le comportement sexuel mais également la physiologie sexuelle puisqu'elles parviennent à bloquer ou induire des processus biologiques tels que la nidation ou l'ovulation. C'est dire toute l'importance de ces substances de découverte récente (KALSON et BUTENANDT - 1959).

Nous avons donc vu comment le mâle et la femelle se rapprochaient activement, tout en signalant le rôle important joué par la femelle. Nous allons maintenant aborder l'identification par un des partenaires sexuels (le mâle le plus souvent) de l'état de réceptivité de l'autre.

2) Identification de l'état de réceptivité

Une fois le premier contact établi, les deux partenaires sexuels vont commencer leur "dialogue" qui permettra au mâle de détecter la femelle en oestrus. Toute une série de parades se met en place et selon l'acceptation ou le refus de la femelle, la séquence comportementale continuera ou prendra fin (le plus souvent par une réaction de fuite ou d'agression de la part de la femelle). Mais tout n'est pas aussi simple et nous verrons, à l'aide de quelques exemples, que ce "dialogue" est souvent très complexe et très sophistiqué.

Chez les mammifères domestiques l'identification de la femelle en état d'oestrus n'est pas toujours très nette et très facile - que ce soit pour le mâle intéressé comme pour le propriétaire qui désire faire saillir ou inséminer son animal - Cependant, certains signes objectifs peuvent être mis en évidence.

Ainsi la jument en chaleur, en présence ou non d'un étalon, urinera fréquemment et en petites quantités très odoriférantes. Cette pollakiurie est d'ailleurs le signe caractéristique de l'oestrus dans cette espèce. La jument adopte une attitude assez typique : le dos est voussé, la queue est très relevée, le clitoris est découvert et la démarche est particulière, avec les postérieurs anormalement écartés. C'est à ce moment-là qu'un bon étalonier doit présenter la jument à l'épreuve de la barre où elle ne doit théoriquement pas refuser violemment l'approche de l'étalon "boute en train".

La vache, par contre, est un animal particulièrement discret dans l'extériorisation de son état d'oestrus. Seuls certains signes locaux (légère tuméfaction de la vulve, émission de mucus vaginal filant parfois strié de sang) et généraux (beuglements plus

fréquents, excitation, inquiétude, monte des compagnes), permettent de dire que la vache "demande le taureau".

La truie extériorise beaucoup mieux son état de réceptivité. En effet, elle est inquiète, se déplace beaucoup, émet des grognements très fréquents et présente un réflexe d'immobilisation caractéristique que nous étudierons dans le paragraphe suivant.

Parmi les animaux de laboratoire, de nombreuses espèces de primates femelles présentent une intumescence **et** une tuméfaction considérable de la "peau sexuelle" de la région ano-génitale.

Chez les animaux de compagnie, la chatte est certainement la femelle qui manifeste le mieux son oestrus (et plus particulièrement la chatte siamoise). En effet un "matou" ou un propriétaire ne peuvent pas s'y tromper : la chatte se roule sur le dos, se frotte contre les objets qu'elle rencontre, miaule sans arrêts et avec très peu de discrétion, se met perpétuellement en position de lordose. Tout ceci a d'ailleurs laissé dans le langage populaire des expressions assez imagées : "avoir ses feux", "être en folie", "être en chasse" etc.

La chienne, outre la tuméfaction de la vulve et la sécrétion vaginale d'un mucus sanguinolent, présente un signe particulier : le signe d'AMANTEA (du nom de l'auteur qui l'a décrit). Un attouchement périneal provoquera chez cette femelle en chaleur une réaction de lordose, une déviation de la queue sur le côté et une contraction des muscles releveurs de la vulve.

Ce signe d'AMANTEA se retrouve d'ailleurs chez de nombreuses femelles domestiques, de façon plus ou moins nette selon l'espèce.

Une caresse lombaire peut aussi déclencher l'apparition de ce signe.

Cette identification par le mâle de la femelle en chaleur met en jeu plusieurs sens et provoque chez lui des attitudes et réactions très caractéristiques. C'est ce que l'on appelle la "synchronisation du comportement sexuel".

Ce comportement de cour chez le mâle a été étudié chez les insectes et les oiseaux, mais il est également très manifeste chez certains mammifères domestiques.

La vue semble jouer un rôle très secondaire dans cette identification. Par contre l'odorat et l'ouïe sont tous deux essentiels pour aboutir à la synchronisation des comportements des deux partenaires.

Chez pratiquement tous les mâles domestiques nous retrouvons deux attitudes caractéristiques qualifiées par les Anglo-saxons de "Sniffing" et de "Flechmen" (VAISSAIRE 1977).

La première consiste, de la part du mâle, à sentir, à "renifler" les parties génitales et les urines de la femelle. Ce flairage s'accompagne très souvent de léchage de la vulve et du périnée.

La deuxième est une réaction rituelle qui fait suite à la précédente : le mâle se tient raide et immobile, tend son cou à l'horizontale ou vers le haut, penche la tête lentement d'un côté et de l'autre, se livre à une mimique très particulière qui consiste à relever la lèvre supérieure, et renifle intensément comme s'il voulait mieux capter et "savourer" l'odeur de la femelle. Cette attitude est particulièrement nette chez l'étalon.

On peut aussi observer ce "Flechmen" chez certaines femelles en oestrus.

Certains signaux vocaux font également partie de ce langage sexuel au cours de l'approche sexuelle et de l'identification des deux partenaires.

Le béliet et le bouc émettent certains grognements, l'é-talon hennit également de façon particulière.

Les signaux sonores ont été très bien étudiés chez le porc ainsi que les signaux olfactifs (SIGNORET - 1970). En effet, le réflexe d'immobilisation de la truie peut apparaître sans le contact ni la vue du mâle. Le simple chant de cour du verrat, ou même certaines séquences enregistrées de ce chant sans perturbation du rythme des cris, provoquent le réflexe d'immobilisation.

Quant aux signaux olfactifs, l'odeur du verrat et en particulier les sécrétions des glandes prépucciales, augmente significativement ce réflexe.

Là encore il s'agit de phéromones. Dans le cas du macaque Rhésus, MICHAEL (1964) a montré que ce sont les sécrétions vaginales de la femelle qui déclenchent le comportement de cour du mâle. Mais ce signal olfactif n'est pas absolument nécessaire au mâle pour détecter l'état de réceptivité de la femelle. Ainsi des béliers anosmiques, même s'ils dirigent leurs avances vers des brebis en anoestrus sont très capables par ailleurs de détecter des femelles en chaleur.

Nous avons donc vu comment, par divers signaux et parades, le mâle et la femelle s'identifiaient mutuellement. Le couple "consentant" est donc formé ; nous allons à présent analyser les divers signaux induisant les réponses motrices et posturales.

3) Différents signaux induisant les réponses du mâle et de la femelle

Tout d'abord, nous allons envisager les signaux de la femelle : l'immobilisation et l'adoption d'une posture permettant l'accouplement.

Cette immobilisation peut apparaître d'emblée, au premier contact avec le mâle ; mais le plus souvent ce dernier est obligé de poursuivre son rituel de parades (coups de patte dans le flanc de la femelle pour le bouc, poursuites et coups de tête pour le verrat, morsures légères sur la croupe de la jument pour l'éta- lon, tentatives de chevauchements pour le chien, tête sur la croupe de la vache pour le taureau). Il semble donc que ce soient de nouveaux signaux émis par le mâle qui induisent la réponse posturale de la femelle.

Cette réaction d'immobilisation de la femelle est particulièrement constante et ritualisée chez la truie, chez laquelle elle peut très bien apparaître sans présence du verrat. En effet, l'éleveur lui-même peut la provoquer en exerçant une pression sur les flancs de la truie réceptive, soit avec les mains soit en s'as- seyant sur le dos de l'animal. Mais l'éleveur, en l'ab- sence d'un verrat à proximité, n'obtient que 50 pour cent de réactions positives. SIGNORET a d'ailleurs très bien démontré l'influence des différents signaux du ver- rat dans l'apparition de ce réflexe. (Conf. Tableau IV)

Stimuli	Son + Odeur	Vue seule	Contact seul	Total
Nombre de réactions d'immobilisation	681	51	25	757
Taux de réactions d'immobilisation	90	6,7	3,3	100

TABLEAU IV (d'après SIGNORET et
MESNIL du BUISSON)

Signaux du verrat induisant l'immobilisation de la truie

Il semble donc que les signaux acoustiques et olfactifs soient de loin les plus importants. En effet la vue du mâle ou le contact avec le mâle n'induisent respectivement que 6,7 pour cent et 3,3 pour cent de réaction d'immobilisation.

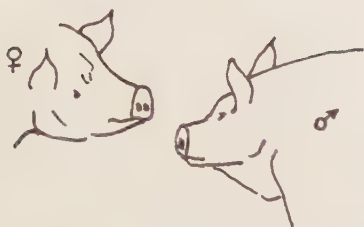
Dans son expérimentation très poussée SIGNORET a remarqué deux faits intéressants :

- les truies réagissent de la même façon au cours d'oestrus successifs, certaines étant toujours positives en l'absence du verrat, d'autres étant toujours négatives ;
- des truies élevées depuis la naissance en l'absence de tout mâle réagissent de la même façon : certaines s'immobilisant immédiatement à la pression sur les flancs, d'autres ne répondant qu'en présence des signaux émis par le mâle.

Il est à noter que cette réaction d'immobilisation semble être, dans de nombreuses espèces, le signal qui induit la monte chez le mâle. Nous retrouvons ceci chez le taureau, chez le béliet, chez le chien, quel que soit d'ailleurs le sexe de l'animal montré, pourvu que ce dernier soit immobile - quel que soit même la "nature" de l'animal monté puisque les mannequins, utilisés pour la récolte du sperme, semblent tout à fait convenir au taureau ou au verrat.

Le signal du mâle est donc cette tentative de chevauchement. Il est remarquable de constater que souvent cette tentative est mise en oeuvre aussi bien sur des femelles en oestrus, que sur des femelles non réceptives ou même d'autres mâles. Il ne faut pas voir là des aberrations du comportement mais simplement la difficulté pour le mâle d'identifier "avant essais" une femelle en chaleur (HAFEZ 1962). Nous avons, là encore, une preuve du rôle essentiel de la femelle dans l'organisation du comportement de reproduction.

Contact Naso-nasal



Contact ano-génital



Contact ano-génital



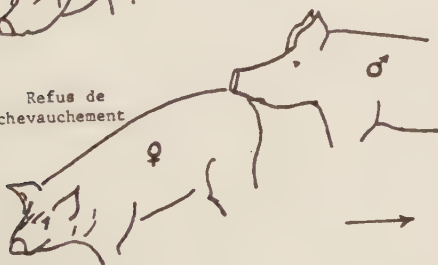
- Salivation
- Grognements
- Contact naso-nasal
- Essais de chevauchement

- Poursuites

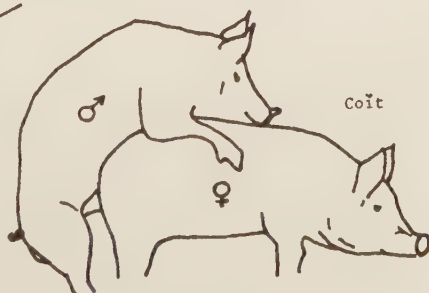
- Coups de tête dans le flanc de la femelle
- grognements

- émission rythmique d'urine

Refus de chevauchement



Réaction d'immobilisation



Coït

ETHOGRAMME DU COMPORTEMENT SEXUEL CHEZ LES PORCINS
(d'après SIGNORET)

Tout au long de cette recherche du partenaire, de cette formation du couple, de cette première prise de contact, elle nous est apparue plus "fine", plus "motivée", plus "perspicace" que le mâle.

Nous allons à présent étudier la séquence proprement dite de l'acte sexuel qui paraît terne, pauvre en "dialogue" et particulièrement rapide par rapport à la richesse et à la sophistication des parades pré-copulatoires.

4) Déroulement de la séquence de l'acte sexuel

Nous n'allons pas, dans ce paragraphe, décrire point par point le déroulement de l'acte sexuel ; quelques croquis seront beaucoup plus explicites.

L'accouplement ou coït, phase ultime du comportement sexuel, comporte classiquement trois temps : (CZYBA - 1979).

- l'érection
- l'intromission
- l'éjaculation.

Nous étudierons dans la troisième partie les mécanismes physiologiques de ces trois temps, nous allons seulement les observer dans ce paragraphe.

L'érection consiste en un changement d'"état" de l'organe copulateur mâle. De l'état normal de flaccidité il passe à un état turgescent et rigide. Le pénis, ou plus exactement les formations érectiles, (le corps spongieux et les deux corps caverneux) augmentent de volume, de consistance. Ce phénomène de l'érection fait intervenir des mécanismes nerveux, vasculaires et musculaires. En effet, si chez l'homme les muscles ischio-caverneux et bulbo-caverneux n'interviennent qu'ac-

cessoirement pour modifier l'angulation de la verge par rapport à l'abdomen, chez la plupart des mammifères domestiques ces muscles striés interviennent activement dans l'extériorisation de la verge hors du fourreau.

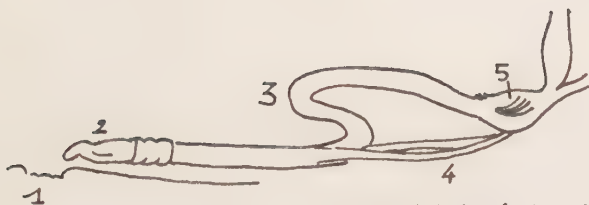
Ainsi chez les ruminants, l'effacement du S pénien et la projection du pénis hors du fourreau est un phénomène vasculaire et musculaire.

L'intromission ne peut avoir lieu que si l'érection est complète. Il faut signaler à ce sujet la particularité spécifique du chien : le mâle, en effet, pénètre la femelle avant érection complète et ceci grâce à l'existence de l'os pénien qui assure une certaine rigidité au pénis. L'érection se poursuit alors dans le vagin de la femelle, le bulbe caverneux se gonfle dans le vestibule vaginal en s'appliquant très étroitement contre les parois de ce dernier. Il est alors pratiquement impossible de séparer les deux partenaires.

Chez de nombreuses espèces plusieurs intromissions sont nécessaires avant d'aboutir à un coït complet et fécondant. C'est le cas en particulier du hamster et du rat.

L'éjaculation, enfin, est l'émission sous pression et saccadée du sperme, soit dans le vagin, soit au niveau du col de l'utérus. Chez la plupart des espèces domestiques elle survient très rapidement après l'intromission, avec ou sans mouvements pelviens selon les espèces.

En général, l'accouplement et le coït durent très peu de temps et le mâle "descend" de la femelle très rapidement en laissant tomber ses antérieurs sur le sol (taureau, cheval, bélier, bouc, verrat) ou se jette sur le côté après l'étreinte (rat, souris, hamster, lapin) (VAISSAIRE - 1977).

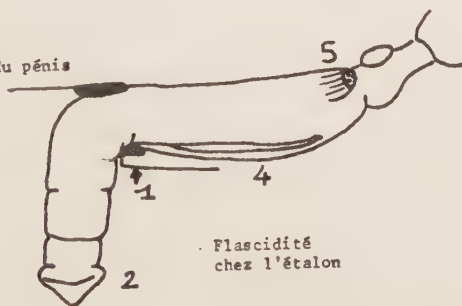


Flaccidité chez le taureau



Erection chez le taureau

- 1 : Prépuce
- 2 : Gland
- 3 : S Pénien
- 4 : Muscle rétracteur du pénis
- 5 : Muscle bulbo-caverneux



Flaccidité
chez l'étalon



Erection chez l'étalon

DIAGRAMME ANATOMIQUE D'UN PENIS DE TYPE FIBROELASTIQUE (TAUREAU)
ET D'UN PENIS DE TYPE VASCULO-MUSCULAIRE (ETALON) (d'après HAFEZ)

Nous pouvons noter certains comportements très stéréotypés durant le coït chez certaines espèces : l'étalon mordille la crinière de la jument, le bouc tend la tête vers le haut alors que la chèvre regarde son flanc, le chat saisit fortement la nuque de la chatte entre les dents alors que celle-ci pousse un cri au moment de l'intromission (ce "cri d'accouplement" serait dû à la présence de papilles cornées sur le pénis du mâle, "ce qui doit sans doute atténuer la sensation voluptueuse pour la femelle et même lui causer des douleurs" (LEYH 1871), le lapin pousse un cri également au moment où il éjacule.

Là encore nous noterons la particularité de l'accouplement chez le chien. En effet, après la première phase du coït (intromission puis érection complète), le mâle descend de la femelle en passant un des postérieurs au-dessus du dos de cette dernière : les deux partenaires sont alors accouplés "dos à dos" ou plus exactement "périnée contre périnée". Cette position est rendue possible par la torsion de la partie postérieure du pénis. La seconde phase de l'accouplement commence alors (pouvant durer parfois une demi-heure) et l'éjaculation se produit, lentement, pendant ce temps. Cette posture particulière du chien a reçu plusieurs interprétations : les partenaires ainsi accouplés pouvaient mieux se défendre contre une attaque éventuelle au cours du coït (...) ; le mâle était plus confortablement installé en étant sur ses quatre pattes.

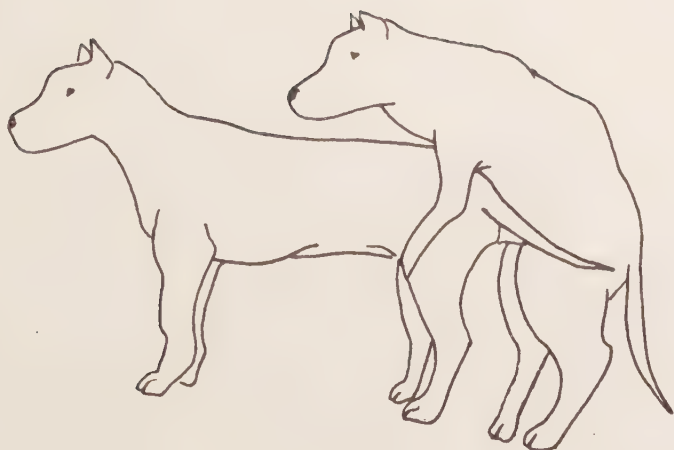
La seule explication convaincante semble être celle de GRANDAGE (de Cambridge - 1972) à la suite de son étude détaillée sur ce type de comportement et il conclut : "Il semble probable que le rôle de la seconde phase du coït est de permettre une insémination utérine et non vaginale. Le retournement augmente cette action en empêchant la détumescence et en maintenant une pression intravaginale importante".

Rappelons qu'après l'accouplement, le mâle présente une période réfractaire, de durée très variable selon les espèces, durant laquelle il est incapable de la moindre activité sexuelle. Ainsi le lapin est capable d'un deuxième "bouquinage" une minute après le premier, le hamster peut copuler cinquante fois en une heure.

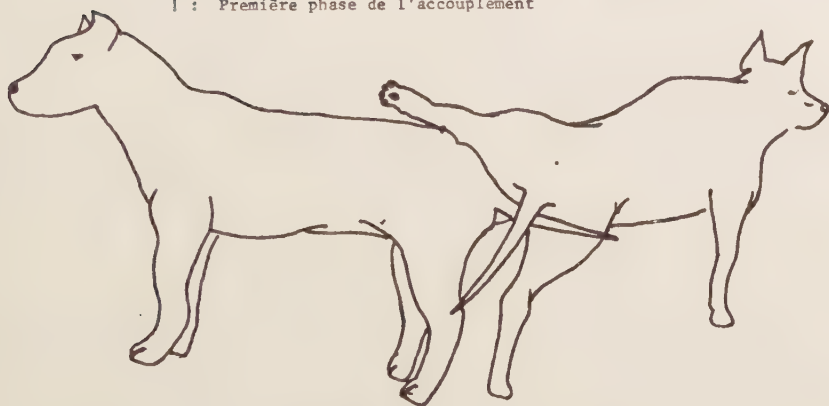
La satiété sexuelle est également variable selon les espèces, le mode d'élevage (alimentation), le climat, la période de la saison sexuelle, le temps de repos sexuel etc... Certains "maxima" ont pu être dénombrés pour une période de 24 heures : 60 à 80 coïts chez le taureau, 30 à 40 chez le bélier, 14 chez le bouc, 8 chez le verrat, 20 chez le cheval (HAFEZ - 1974).

Nous avons essentiellement parlé du comportement coïtal du mâle. La femelle est en effet assez peu active durant l'acte sexuel : il faut cependant rappeler son réflexe d'immobilisation avant la "monte" du mâle et sa posture caractéristique de lordose qui facilite l'intromission : les membres postérieurs sont écartés, le bassin est relevé vers le haut et vers l'arrière, la queue est déviée sur le côté. Ceci est un mécanisme actif de la part de la femelle et peut même être déclenché facilement par un "expérimentateur" : comme nous l'avons remarqué plus haut, un attouchement périnéal chez la chienne, ou une caresse lombaire chez la chatte provoque ce type de postures si ces femelles sont en chaleur. Ce test de réceptivité se retrouve chez presque toutes les femelles domestiques et de laboratoire.

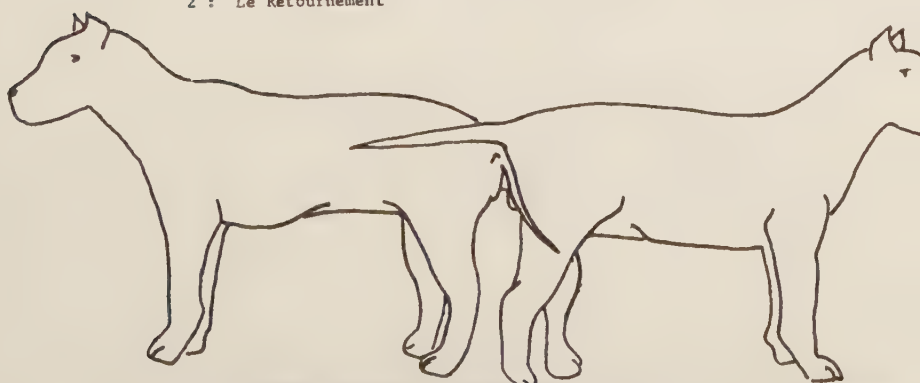
Il existe évidemment de nombreuses variations dans le déroulement de ce comportement sexuel. Nous allons étudier à présent celles qui sont fréquentes et pratiquement "physiologiques" ; nous aborderons dans un prochain chapitre celles que l'on peut qualifier d'anormales.



1 : Première phase de l'accouplement



2 : Le Retournement



3 : Deuxième phase de l'accouplement

Postures typiques de l'accouplement chez le chien (d'après G. GRANDAGE)

3) Variations de l'activité sexuelle

De nombreuses variations sont liées à l'imprégnation hormonale de l'organisme en fonction des stimuli extérieurs (lumière, saison, environnement, alimentation etc...) et à ce titre, seront étudiées dans le chapitre sur les mécanismes internes du comportement sexuel. Nous n'étudierons ici que les variations comportementales pures.

Nous évoquerons tout de suite le problème des préférences individuelles. En effet, chez certaines espèces, et en particulier chez la chienne et la femelle Chimpanzé, il est fréquent d'observer une préférence de certaines femelles pour certains mâles ou un seul mâle. Ces femelles en effet refusent la plupart des mâles.

Ces préférences existent également chez les juments, les vaches et les truies, mais n'aboutissent pas systématiquement à un refus de l'accouplement, bien que dans une situation de choix, certaines femelles (si toutes les femelles sont en oestrus ensemble) ne soient pas fécondées. On n'a, jusqu'à présent, trouvé aucune explication à ce phénomène (SIGNORET - 1972).

La période réfractaire est également un facteur de variation. En effet, après l'accouplement, malgré la présence de la femelle réceptive, le mâle est incapable, pendant un certain temps, de la moindre activité sexuelle. Cette période réfractaire ne semble pas exister chez la femelle.

On divise classiquement cette période réfractaire en deux temps : une ~~période réfractaire~~ **période réfractaire** absolue durant laquelle aucune activité sexuelle n'est possible, quel que soit l'environnement ; une période réfractaire relative durant laquelle certains stimuli peuvent provoquer une reprise de cette activité.

Ainsi, si l'on présente une nouvelle femelle réceptive au mâle réfractaire, l'activité sexuelle de ce dernier reprend et l'on peut obtenir un nombre supérieur d'éjaculations. Cette technique est d'ailleurs utilisée dans les centres d'insémination artificielle afin d'obtenir plus d'éjaculats (Cf. Fig. 1).

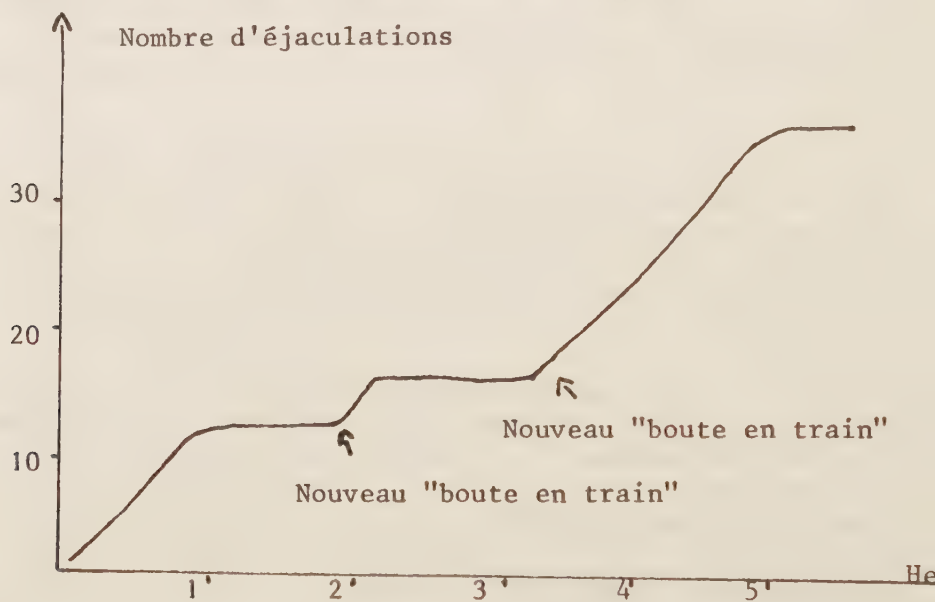


Fig. 1 - Les variations du niveau de motivation sexuelle du mâle (d'après SIGNORET).

Les modifications de l'environnement jouent un rôle très important dans ces variations. On a pu ainsi observer que toute intervention provoquant une augmentation du niveau d'éveil du mâle, en présence d'une femelle réceptive, induit une reprise de l'activité de ce dernier.

Chez le taureau, par exemple, pendant la période réfractaire relative, si un expérimentateur émet un bruit (claquement de mains) ou même dispose une odeur insolite à proximité des partenaires sexuels, le mâle redéploie une activité sexuelle et ne s'oriente jamais vers la source stimulatrice (ROUGER - 1970).

Dé même, chez le rat par un choc électrique douloureux ou simplement en le soulevant par la queue, on provoque une reprise de l'accouplement et une augmentation considérable du nombre de coïts ; la durée de la période réfractaire pouvant être réduite de 25 pour cent.

Certaines modifications de l'environnement peuvent par contre inhiber partiellement ou totalement l'activité sexuelle. Un changement de local par exemple peut perturber le mâle : on "mène la vache au taureau" et jamais l'inverse. Un étalonier sait très bien que des personnes étrangères dans la salle de monte peuvent considérablement gêner un étalon. On dépose toujours la lapine à féconder dans la cage du mâle si sensible à un changement de territoire.

On peut également observer des variations de l'activité sexuelle en fonction de l'activité alimentaire.

Les expériences de ROUGER montrent que dans une situation de choix (une femelle réceptive d'un côté, de la nourriture appétente de l'autre), le mâle (taureau, bouc ou béliet) se dirige toujours vers la femelle d'abord. Seuls les animaux castrés ou les boucs pendant la période de repos sexuel se dirigent parfois immédiatement vers la nourriture.

La période d'activité alimentaire suit donc toujours la période d'activité sexuelle, et même peut être interrompue par une période d'activité sexuelle. Il existe donc une alternance entre ces deux types d'activité.

D'autre part, au cours de l'année, il existe une complémentarité entre ces deux activités : en effet le temps passé en activité sexuelle et alimentaire varie de façon parallèle selon la saison. Ainsi chez le bouc activité sexuelle et alimentaire sont maxima de février à août.

Il nous faut également signaler ici la grande importance de l'apprentissage et de toutes les informations acquises dans le jeune âge. Nous analyserons cette période si importante de la vie de l'animal à propos des anomalies du comportement sexuel.

Toutes ces variations posent le problème, pour l'expérimentateur, de l'appréciation qualitative et quantitative du comportement sexuel.

Chez le mâle, l'appréciation ne peut se faire que dans des conditions très précises et très bien définies. Ainsi chez le rat, le protocole expérimental tiendra toujours compte de l'enceinte d'observation, de la durée du test, de la durée d'éclairement diurne (utilisation de lumières rouges pour l'observation nocturne) et se fera toujours avec des femelles ovariectomisées et traitées hormonalement. On notera alors le nombre de copulations dans un temps donné, la durée de la période réfractaire, le détail d'apparition de la satiété sexuelle, les effets des différents stimuli sur la reprise de l'activité sexuelle (YOUNG - 1961).

Ainsi chez le rat mâle, BEACH (1976) propose un test de quinze minutes, au cours duquel il note la durée de la phase de recherche de la femelle réceptive,

le nombre d'intromissions et de copulations par minute, le nombre des éjaculations, la mesure du temps séparant une éjaculation de la reprise de l'activité sexuelle. "Les intromissions représentent l'ensemble des adaptations posturales, le nombre des éjaculations réalisées en une heure apporte la notion de l'efficacité sexuelle" (SOULAIRAC - 1970).

La femelle réceptive sera toujours "homogène" en recevant, 48 heures avant le test une injection de 10 microgrammes de benzoate d'oestradiol.

Chez les mâles domestiques, le protocole sera forcément moins rigoureux que chez les animaux de laboratoire, et l'appréciation sera ainsi toujours teintée de subjectivité.

Chez la femelle, l'intensité de l'oestrus est encore moins facile à apprécier. Seuls des tests en labyrinthe ou en T, la rapidité d'apparition des postures d'accouplement et d'immobilisation, la fréquence de certaines réponses comportementales au contact d'un mâle, pourront être mesurées. Là encore l'observateur aura beaucoup de difficultés à échapper à sa subjectivité et à son anthropomorphisme.

GOY et YOUNG (1961) ont proposé pour la femelle hamster un test de réceptivité faisant intervenir la latence de l'oestrus après traitement hormonal, la durée de l'estrus, la durée de la lordose maximale, la fréquence de la monte copulatoire de type mâle et le pourcentage d'animaux mis en chaleur par le traitement.

Nous venons donc de voir comment, dans un contexte social et spatial, se déroulait le comportement sexuel normal avec toute sa subtilité, sa complexité et ses variations.

Nous allons à présent essayer d'analyser les mécanismes "internes" de ce type de comportement, c'est-à-dire les phénomènes hormonaux, nerveux et génétiques induisant ces réactions comportementales ainsi que l'influence du comportement sexuel sur d'autres mécanismes physiologiques.

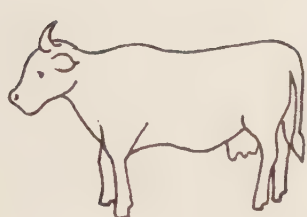
Sur chacune des trois planches qui suivent sont représentées les étapes du comportement d'accouplement des bovins, des ovins et des caprins.

Nous observons chaque fois le même "dialogue" comportemental :

- 1 : le "Sniffing"
- 2 : le "Flechmen"
- 3 : Coups de tête et coups de pattes et immobilisation de la femelle
- 4 : La Monte
- 5 : Le Coït

Ces cinq étapes sont remarquablement constantes chez tous les ongulés.

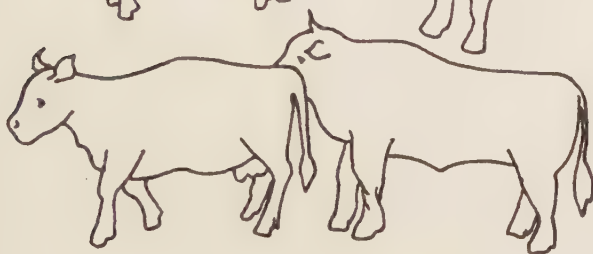




1



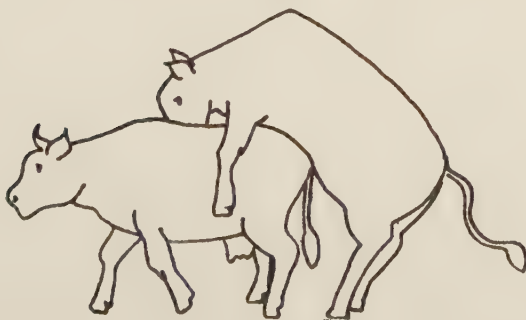
2



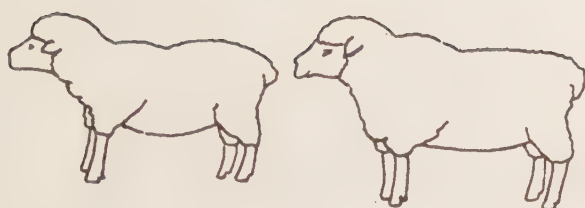
3



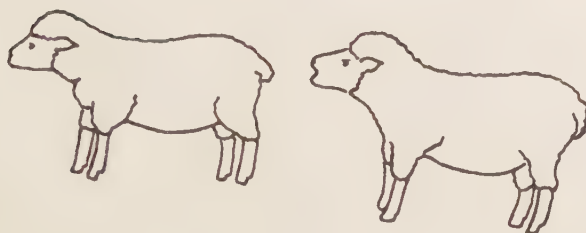
4



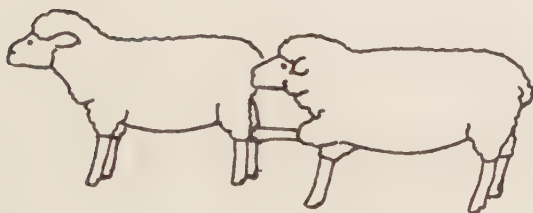
5



1



2



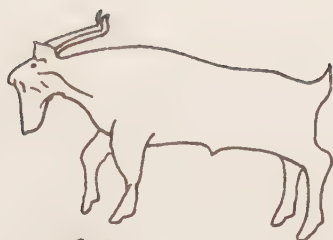
3



4



5



1



2



3



4



5

III - LES MECANISMES INTERNES DU COMPORTEMENT SEXUEL

=====

Nous allons étudier successivement les mécanismes hormonaux, les mécanismes nerveux puis les différents facteurs intervenant sur l'organisation et la maturation du comportement sexuel.

Pour les mécanismes hormonaux nous étudierons successivement les mécanismes endocriniens (hormones sexuelles et hormones non sexuelles) et les mécanismes phérormonaux" envisagés volontairement dans ce chapitre puisque les phérormones sont intimement liées à l'équilibre nerveux et hormonal de l'organisme.

Dans un but de clarté, nous verrons séparément ces différentes fonctions, mais ceci ne correspond à aucune réalité physiologique. En effet, déterminismes hormonaux, nerveux et génétiques sont toujours imbriqués de façon très complexe et un comportement n'est jamais induit par un signal hormonal seul ou nerveux seul.

A - Mécanismes hormonaux du comportement sexuel

A.1. Mécanismes endocriniens du comportement sexuel

Nous envisagerons séparément le déterminisme hormonal du comportement sexuel chez le mâle puis chez la femelle.

En effet, chez la plupart des mammifères domestiques et de laboratoire l'imprégnation hormonale du mâle est pratiquement constante : la sécré-

tion d'androgène (malgré des variations importantes nyctémérales et saisonnières) est grossièrement continue. La castration a d'ailleurs chez celui-ci des effets limités et très lents dans leur apparition.

Par contre, chez la femelle, l'imprégnation hormonale est toujours liée à l'ovulation et de ce fait est discontinue. L'ovariectomie supprime d'ailleurs brutalement et définitivement l'activité sexuelle.

Chez un animal castré la récupération de l'activité sexuelle par une imprégnation hormonale artificielle, sera toujours beaucoup plus lente et aléatoire chez le mâle que chez la femelle.

1) Le mâle

Les protocoles expérimentaux concernant l'étude des mécanismes endocriniens du comportement sexuel sont très variés mais peuvent se résumer en deux grandes séries d'expériences :

- effets de la castration avant ou après la puberté
- effets des injections d'hormones sur un animal castré.

Nous rappelons ici l'importance de la rigueur du protocole expérimental, pour une espèce donnée, afin d'apprécier objectivement et quantitativement l'intensité du comportement sexuel.

a) effets de la castration

La castration du mâle avant la puberté induit un infantilisme génital dû au manque d'androgènes pendant l'ontogénèse. En général, le comportement sexuel n'apparaît pratiquement plus après la puberté. Cependant quelques "séquelles" de comportement sexuel ont pu

être observées : tentatives de monte chez le taureau castré, chants de cour chez le chat, tentatives d'accouplement chez le rat. Mais jamais l'accouplement n'a lieu. (Mc DONALD - 1975).

Il est assez étonnant de remarquer que chez le chien cette castration a les mêmes effets sur le développement des organes génitaux externes qu'elle soit pratiquée deux jours après la naissance ou à cinq mois (BEACH 1970).

Chez le mâle adulte, les effets de la castration sont toujours partiels et progressifs. L'éjaculation, mécanisme d'ailleurs plus "physiologique" que comportemental, disparaît la première ; ceci pourrait être dû à une modification des structures androgène dépendantes des organes copulateurs.

De nombreuses parades sexuelles peuvent persister très longtemps. Ainsi chez l'étalon et le taureau l'érection et l'intromission sont possibles plusieurs années après la castration mais avec une fréquence inférieure à celle d'un animal entier.

Le rat présente une intensité normale d'accouplement, un an après castration. Le chien et le chat sont parfaitement capables de présenter une érection et un accouplement normaux pendant plusieurs mois après castration (CONCANNON - 1979).

Il semble donc que les glandes annexes soient beaucoup plus sensibles que les organes copulateurs à la privation androgénique.

Les androgènes d'origine surrénalienne ne sont pas, non plus, responsables de ce maintien de l'activité sexuelle du castrat. En effet toutes les expériences de surrénalectomie, faites chez le chien et

le rat par BEACH, HART, WARREN et ARONSON (1970) n'ont pu mettre en évidence la suppléance du testicule par cet organe.

b) Effets de la thérapie hormonale

Les effets d'un traitement androgénique sur un castrat sans activité sexuelle résiduelle, sont également lents et progressifs et apparaissent dans un ordre inverse de ceux de la castration.

Notons également que le traitement doit être continu et qu'un accroissement de la dose d'hormone injectée n'induit en aucun cas un niveau d'activité sexuelle supérieur à celui qu'il était avant la castration. De plus la récupération de cette activité sera d'autant plus lente que le traitement intervient tardivement après la castration.

D'ailleurs chez l'animal entier, un traitement intempestif aux androgènes ne peut que réduire par rétro-contrôle négatif hypothalamo-hypophysaire, la sécrétion hormonale du testicule ; donc, cette thérapie-androgénique ne vise qu'à rétablir l'équilibre hormonal préexistant.

Chez le rat castré avant la puberté (à 30 jours) la possibilité de copuler réapparaît en moins de 3 semaines (donc à 50 jours). Ceci est d'autant plus surprenant qu'un rat normal commence à copuler à 60 jours. Il semble donc que la thérapie hormonale avance l'âge de la puberté (THIEBLOT - 1970).

De même, le lapin castré est capable de copuler, 7 mois après la castration s'il a subi une série de 11 à 13 injections de 10 mg de propionate de testostérone.

Le cobaye castré à 30 jours, récupère sa possibilité de copuler avec des doses de 0,3 à 0,5 mg de propionate de testostérone.

SOULAIRAC note d'ailleurs que "les faibles doses de testostérone augmentent nettement le comportement sexuel en élevant l'indice d'activité neuro motrice copulatoire et en diminuant le seuil des réflexes centraux d'éjaculation".

BEACH (1970-1977) a fait une étude remarquable sur le comportement sexuel du chien et aboutit à des résultats très intéressants selon le test utilisé :

1. Comportement de monte avec mouvements pelviens

- Test positif à 100 pour cent sur les chiens castrés après la puberté, avec ou sans traitement aux androgènes
- Test positif à 60 pour cent sur des chiens castrés avant la puberté sans traitement
- Test positif à 100 pour cent sur des chiens castrés avant la puberté et ayant subi un traitement hormonal.

2. Fréquence par minute de tentative de monte

- chiens castrés avant la puberté et sans traitement aux androgènes :
fréquence : $1,46 \pm 0,2$
- chiens castrés avant la puberté ayant subi un traitement androgénique
fréquence = $1,7 \pm 0,2$

3. Temps de latence à la première tentative de monte après traitement androgénique :

- chiens castrés après la puberté
latence = 0,8 minutes

- chiens castrés avant la puberté
latence = 1,2 minutes

4. Comportement d'intromission

- Chiens castrés après la puberté
 - . 82 pour cent sans traitement androgénique
 - . 100 pour cent avec traitement
- Chiens castrés avant la puberté
 - . 40 pour cent sans traitement
 - . 80 pour cent avec traitement

5. Comportement de léchage par le mâle des organes génitaux externes femelles

- Chiens castrés après la puberté
 - . 58 pour cent sans traitement androgénique
 - . 89 pour cent avec traitement androgénique
- Chiens castrés avant la puberté
 - . 50 pour cent sans traitement androgénique
 - . 83 pour cent avec traitement androgénique

6. Test de la réponse sociale positive

Nous pouvons considérer comme réponse sociale positive toute recherche orientée vers un autre individu qui a pour effet d'induire ou de poursuivre un contact avec les autres membres du groupe. Ces réponses sociales positives ont été enregistrées en fréquence de contacts par minute.

- Chiens castrés après la puberté :
 - . 2,1 sans traitement hormonal
 - . 2,4 avec traitement hormonal
- Chiens castrés avant la puberté
 - . 0,9 sans traitement hormonal
 - . 2,4 avec traitement hormonal.

Il ressort de cette série d'expériences de castrations et de traitements au propionate de testostérone sur des castrats, que le comportement sexuel du mâle est sous dépendance étroite de l'imprégnation en androgènes de l'organisme.

Cependant, BEACH a remarqué que de nombreux chiens castrés présentaient une ardeur sexuelle supérieure à celle qu'ils manifestaient avant leur castration, et ceci, deux ans après l'intervention.

Il semble donc que l'induction par les androgènes du comportement sexuel mâle soit une très grossière approximation du problème ; et nous verrons plus loin que les mécanismes endocriniens sont beaucoup plus complexes que ce que peut laisser supposer cette première étude.

2) La femelle

Nous avons vu que le comportement sexuel de la femelle est sous dépendance étroite du cycle sexuel et en particulier de la période d'ovulation.

Chez toutes les femelles, on observe, quelques jours avant l'oestrus, une baisse de la progestérone circulante (qui atteint alors un taux minimum) tandis qu'apparaissent les oestrogènes qui atteignent leur taux maximum dans les 24 heures qui précèdent la période de réceptivité sexuelle et l'ovulation. Chez les rongeurs, la réceptivité est également dépendante d'un petit pic de progestérone (provenant de la glande intertitielle de l'ovaire) quelques heures avant le coït.

a) Effets de la castration

Avant la puberté, il est classiquement reconnu que l'ovarioectomie supprime définitivement tout comportement sexuel femelle. Mais ceci n'est pas systématique dans toutes les espèces et chez tous les individus.

En effet BEYER (1973) sur des lapines castrées respectivement à 30 jours, 60 jours et 90 jours observe à partir du 110ème jour les comportements suivants :

- Pour les femelles castrées à 90 jours, 42 pour cent d'entre elles présentent une réceptivité sexuelle et 28 pour cent font des tentatives de chevauchement de leurs congénères.
- Pour les femelles castrées à 60 jours, il obtient respectivement 45 pour cent et 9 pour cent.
- Pour les femelles castrées à 30 jours, il obtient respectivement 33 pour cent et 0 pour cent.

Il semble donc que, dans cette espèce, les sécrétions ovariennes avant la puberté ne soient pas d'une importance capitale dans le développement ultérieur d'un comportement sexuel normal.

Après la puberté, la castration supprime également tout comportement sexuel chez la plupart de nos espèces domestiques. Cependant chez la lapine, on observe fréquemment un maintien du comportement sexuel même plusieurs mois après l'ovarioectomie. En effet malgré l'intervention, on retrouve dans le sang circulant un certain taux d'oestrone et d'oestradiol d'origine corticosurrénalienne. Cependant, si la surrénalectomie supprime ces stéroïdes circulants, elle ne supprime pas toujours l'apparition possible de comportement sexuel. Il semble donc

que dans cette espèce, les stéroïdes ne soient pas seuls responsables de l'induction d'un comportement sexuel mais que des facteurs d'environnement ainsi que des mécanismes nerveux interviennent de façon décisive.

b) Effets des traitements hormonaux
.....
sur les femelles ovariectomisées
.....

1. Les oestrogènes

Dans la plupart des espèces les oestrogènes participent à l'induction du comportement sexuel.

Chez la chatte, la lapine, la truie, la guenon, il semble que les oestrogènes seuls sont responsables de la réceptivité sexuelle. Cette activité sexuelle apparaît après une ou plusieurs injections de benzoate d'oestradiol.

Les doses varient de 100 µg à 800 µg selon l'espèce considérée.

Chez la brebis, une imprégnation de progestérone permet d'abaisser à 25-50 µg la dose d'oestrogène induisant le comportement sexuel. De plus, grâce à cette imprégnation préalable, la réponse comportementale sera répétable au cours des cycles artificiels successifs.

Chez la vache, il semble que l'association progestérone-oestrogène soit nécessaire à l'apparition de la réceptivité sexuelle.

Chez la chienne la situation semble encore plus complexe. En effet les oestrogènes seuls induisent un comportement sexuel d'intensité égale au comportement observé lors d'un oestrus spontané mais cette femelle n'attirera les mâles que si elle reçoit une petite dose de progestérone.

Les sécrétions vulvaires, si attractives pour le mâle, semblent en effet progestérono-dépendantes.

Chez les rongeurs de laboratoire, le mécanisme hormonal est différent. C'est en effet un pic de progestéro-

ne, après une imprégnation oestrogénique, qui provoque l'apparition de la réceptivité (VAISSAIRE 1977).

Dans cette série d'expériences d'imprégnations artificielles en oestrogènes, la dose efficace est toujours difficile à déterminer selon l'espèce considérée, l'oestrogène utilisé et l'environnement de l'expérience.

De plus, si certaines doses parviennent à induire des modifications du tractus génital et des modifications du comportement (lordoses, chevauchement du partenaire), elles ne provoquent pas systématiquement une réceptivité réelle de la femelle vis-à-vis du mâle. Chez la chatte par exemple, MICHAEL, avec des doses faibles d'oestrogènes (2 fois 12 µg), obtient un comportement de chaleur sans acceptation du mâle ; avec des doses deux fois plus fortes, il obtient l'accouplement.

2. La Progestérone

Nous avons vu que la Progestérone intervenait en synergie avec les oestrogènes pour induire un comportement de chaleur chez la ratte, la souris, le cobaye, la vache, la truie et la chienne. Chez la brebis, en particulier, il est intéressant de noter que la progestérone "prépare" l'organisme à la réponse oestrogénique.

Chez la vache et la brebis d'ailleurs, le premier oestrus post partum (ou après anoestrus prolongé) est toujours inapparent à cause du manque de progestérone malgré une imprégnation correcte en oestrogènes. (BERTRAND 1978).

Dans de nombreuses espèces à certaines périodes du cycle, la progestérone inhibe l'apparition du comportement sexuel.

Ainsi la progestérone interrompt les chaleurs chez la lapine, la chatte, la brebis et la chèvre ; elle est antagoniste également des oestrogènes injectés à une vache ovarioectomisée.

Là encore l'inhibition de l'oestrus est plus ou moins définitive selon la dose de progestérone utilisée. Chez la lapine par exemple, la dose nécessaire pour inhiber totalement et définitivement toute réceptivité sexuelle (2 mg) est la même que le taux de progestérone physiologique à la mi-gestation.

Cette activité anti-oestrogène de la progestérone est largement utilisée en clinique canine pour la contraception de nos animaux de compagnie que ce soit pour prévenir des chaleurs indésirables ou pour interrompre des chaleurs en cours.

3. Les androgènes

Ils induisent une réaction de réceptivité chez de nombreuses femelles domestiques. Ainsi chez la truie, la brebis, la lapine, une injection de propionate de testostérone (respectivement 30 mg, 10 mg, 2,5 mg) induit un comportement sexuel normal dans son déroulement, son intensité et sa durée.

Chez la brebis, dans ce cas, l'imprégnation préalable à la progestérone n'est pas nécessaire.

Chez cette espèce, à l'oestrus, le principal stéroïde sécrété par l'ovaire n'est pas l'oestradiol 17 B mais un androgène faible : l'androstène-dione (LINDSAY 1966). D'ailleurs les ovaires de la plupart des femelles domestiques sont capables de sécréter des androgènes, lesquels peuvent induire un comportement femelle uniquement s'ils sont transformables en oestrogènes.

Dans ces diverses expériences il faut souligner l'importance des doses utilisées, des voies d'injection et des rythmes d'injection.

Par exemple des brebis ovariectomisées recevant une injection quotidienne de testostérone présentent une réceptivité sexuelle femelle en début de traitement puis, à partir du 12ème jour commencent à manifester un comportement mâle.

Des oestrogènes injectés par voie intrapéritonéale chez une truie sont efficaces alors que par voie sous-cutanée ils sont inactifs aux mêmes doses (SIGNORET 1970).

Les comparaisons entre certaines expériences sont toujours délicates si les protocoles d'injection ne sont pas clairement précisés par les expérimentateurs.

3) Spécificité d'action des stéroïdes sexuels

Les mécanismes endocriniens tels que nous venons de les présenter paraissent en fait un peu simplistes. En effet, les androgènes ne sont pas uniquement sécrétés par le mâle et n'induisent pas seulement un comportement mâle. De même oestrogènes et progestérone n'induisent pas seulement un comportement femelle.

Toutes les combinaisons sont en effet possibles et ont toutes été vérifiées et étudiées (YOUNG - 1961 cf. Tableau). Les relations 1, 5 et 7 sont les plus couramment observées mais toutes les autres peuvent exister. En fait chaque sexe possède le mécanisme capable d'induire un comportement de l'autre sexe.

Sexe	Stimulus hormonal	Comportement induit
1 Mâle	Androgènes	Masculin
2 Mâle	Estrogènes	Masculin
3 Mâle	Androgènes	Féminin
4 Mâle	Estrogènes	Féminin
5 Femelle	Estrogènes	Féminin
6 Femelle	Androgènes	Féminin
7 Femelle	Estrogènes	Masculin
8 Femelle	Androgènes	Masculin

(d'après YOUNG)

Relations possibles entre imprégnation hormonale et
réponse comportementale.

Ces comportements peuvent paraître paradoxaux mais ne peuvent pas être qualifiés d'anormaux. Ainsi la présence d'une vache en chaleur dans un troupeau suffit à induire, chez certaines de ses voisines, un comportement de chevauchement, quel que soit l'état physiologique de ces dernières.

Ceci implique que les signaux sexuels qui provoquent la réponse habituelle du mâle sont également perçus par la femelle et provoquent chez elle une réponse mâle plus ou moins complète.

De même, chez de jeunes animaux pré-pubères on observe fréquemment des comportements de chevauchement. Ce comportement de type mâle apparaît sans signal hormonal caractérisé.

Le mécanisme hormonal semble donc bien insuffisant pour expliquer l'apparition du comportement sexuel.

Par contre ces hormones règlent de façon très fine l'activité nerveuse supérieure soit par leur action sur la biosynthèse et l'utilisation des médiateurs chimiques, soit par leur influence directe sur les seuils de sensibilité de certaines structures nerveuses.

Si les mécanismes d'action des hormones sur les structures nerveuses supérieures sont encore mal connus on peut cependant préciser les points suivants : (SOULAIRAC et SOULAIRAC 1976) :

- l'intégrité hormonale est nécessaire à l'intégrité de la barrière hémato-encéphalique. Toute mutilation endocrinienne augmente considérablement la perméabilité entre sang et liquide céphalo-rachidien.
- l'activité corticale et les mécanismes de réflexes conditionnés sont étroitement dépendants de l'équilibre endocrinien du sujet.
- les hormones agissent sur les structures régulatrices de l'électrogénèse cérébrale.
- le déséquilibre hormonal entraîne plus ou moins rapidement, chez l'homme, un déséquilibre diencéphalique et des manifestations névrotiques.
- l'excitabilité neuro-végétative est très sensible aux hormones.
- l'hypothalamus réagit plus fortement aux oestrogènes que n'importe quelle autre région du cerveau.

Il semble donc que les hormones n'agissent plus seules sur le comportement sexuel mais toujours en corrélation avec des mécanismes nerveux.

Avant d'aborder les structures nerveuses responsables du comportement sexuel nous allons étudier les phéromones, "hormones" très particulières puisqu'émises dans le milieu extérieur mais intervenant bien dans la régulation, non plus de l'organisme, mais du groupe social.

A.2. Mécanismes phéromonaux

Une phéromone (ou phéromone) est une substance chimique libérée dans le milieu extérieur, transportée à distance vers un autre individu, sur lequel elle agit en modifiant son comportement.

La phéromone constitue un message intraspécifique et n'est pas une odeur quelconque. D'autre part, elle agit plus sur les congénères qui la reçoivent que sur l'individu qui l'émet et, à ce titre, règle l'équilibre social et non l'équilibre physiologique individuel (TOUTAIN 1975).

Si les phéromones interviennent de façon presque déterminante dans le déroulement du comportement sexuel (et en particulier dans le rapprochement des partenaires) elles jouent également un rôle non négligeable dans des processus physiologiques tels que la nutrition, la protection (individualisation), la reproduction.

Classiquement on décrit trois groupes de phéromones selon l'effet qu'elles induisent :

- Les phéromones "déclencheuses" qui n'induisent une réponse que tant que l'individu récepteur est soumis au stimulus. Cette réponse est immédiate et réversible.
- Les phéromones "amorçantes" qui induisent une réponse différée dans le temps et qui font intervenir des mécanismes neuro-endocriniens (hypophysaires en particulier).

- Les phéromones "permanentes" qui ont un effet définitif et irréversible ; ce sont celles qui interviennent dans le processus de l'imprégnation.

Les recherches les plus approfondies ont été menées chez les rongeurs chez lesquels l'effet des phéromones sur la régulation de la reproduction a été clairement démontré, et en particulier pour les trois phénomènes suivants (désignés par le nom de l'auteur qui les a découverts).

- Anœstrus de groupe ou effet VAN DER LEE-BOOT :

Les cycles oestriens des souris femelles sont allongés lorsqu'elles vivent en groupe ; le nombre de pseudo-gestations s'accroît également. Ceci serait dû à une phéromone femelle qui inhiberait la décharge de FSH.

- Effet WHITTEN :

Un rat mâle, introduit dans un groupe de femelles, raccourcit leur cycle et synchronise les chaleurs. L'urine seule du mâle reproduit le phénomène.

- Effet BRUCE

L'introduction d'un nouveau mâle dans la cage d'une souris déjà fécondée provoque une inhibition de la nidation chez cette dernière et un retour en chaleur. Par contre, si la souris est allaitante ou s'il y a un très grand nombre de souris, la gestation se poursuit. Il existe donc un effet anti-BRUCÉ.

Ces quelques effets nous montrent à quel point les phéromones sont capables d'intervenir dans des processus physiologiques aussi puissants que l'ovulation ou la nidation.

Vous allons étudier à présent l'importance des phéromones dans le comportement sexuel, en décrivant quelques "effets" particuliers puis nous essaierons d'analyser le mécanisme d'action de ces phéromones et leur structure.

1) Phéromones et régulation du comportement sexuel

Les stimuli olfactifs sont de valeur très variable selon l'espèce envisagée.

Par exemple, en ce qui concerne la réceptivité sexuelle, la présence d'un bélier diminue la durée de la période de réceptivité de la brebis, de même pour le bouc ou pour le verrat. Par contre chez le lapin, la présence du mâle ne modifie absolument pas la réceptivité de la femelle.

L'ablation des bulbes olfactifs est également d'effet variable : elle supprime toute possibilité de reproduction chez le cobaye, provoque un anoestrus chez la truie et la souris, n'altère que très peu le comportement sexuel de la brebis et ne modifie en rien le comportement de la lapine (ARON 1979).

Il semble donc qu'il y ait différence d'importance des phéromones selon l'espèce mais également existence d'autres récepteurs que les bulbes olfactifs (en particulier chez la brebis).

De façon générale, on peut constater que les phéromones interviennent dans pratiquement toutes les étapes du comportement sexuel.

a) Phéromones et contexte socio-spatial
.....
du comportement sexuel
.....

Le territoire, par exemple, est directement soumis aux phéromones. En effet, dans les espèces dites territoriales, la limite du territoire est constituée par une série de marques odoriférantes (féces ou urine). Cette odeur peut être le fait d'un individu ou d'un groupe d'individus.

Ces marques permettront à la femelle réceptive de repérer et de reconnaître le domaine du mâle "propriétaire" et aux congénères mâles d'éviter cette zone si jalousement défendue. D'ailleurs le propriétaire fait chaque jour le tour de son domaine et renouvelle les marques odorantes.

Cette reconnaissance du territoire n'est pas innée mais le jeune, par un processus d'apprentissage très voisin de l'imprégnation, doit apprendre à reconnaître les marques de sa propre espèce et de sa propre race.

La hiérarchie sociale au sein du groupe est également maintenue grâce aux phéromones. Ceci a été particulièrement bien étudié par ROPARTZ (1970), chez les rongeurs de laboratoire qui sont des animaux très agressifs.

Ainsi l'odeur d'un mâle dominant n'est pas la même que celle d'un dominé. Un adulte reconnaîtra immédiatement un impubère et ne le considérera jamais comme un rival éventuel. Deux mâles habitués à cohabiter retrouvent un comportement agressif si l'un des deux est badiageonné de l'urine d'un rat étranger. Une souris rendue anosmique par bulbectomie perdra d'ailleurs toute agressivité et se laissera agresser, sans réagir, par un intrus.

Les phéromones constituent un véritable langage chargé de maintenir la hiérarchie sociale en évitant au maximum les conflits.

A ce propos, ROPARTZ déclare : "Une grande partie du comportement des animaux sociaux serait consacrée à mettre au point des échanges de stimulations dans le but de réduire le véritable comportement agressif, les morsures, les coups, à de simples attitudes de menace ou à une évaluation des forces en présence".

Les phéromones semblent contribuer à cette "sagesse animale" ...

b) Phéromones et séquences du comportement sexuel
.....
.....

La recherche du partenaire sexuel, comme nous l'avons vu dans la deuxième partie, est très largement guidée par le langage phéromonal.

Ceci a particulièrement bien été étudié par SIGNORET (1970) chez les porcins.

Le signal olfactif du mâle joue toujours un rôle essentiel dans la recherche par la femelle du partenaire ; l'activité locomotrice de cette dernière est toujours considérablement augmentée et toujours orientée vers le verrat émetteur de la phéromone.

Le chien est également l'une des espèces où le signal olfactif est très important dans la recherche de la femelle.

Les sécrétions vaginales et l'urine de la chienne ovariectomisée ne deviennent attractives pour le mâle que si celle-ci a subi un traitement oestrogènes progestérone associés ; les oestrogènes seuls ne permettent pas l'émission de la phéromone (BEACH 70).

L'identification de l'état de réceptivité est également dépendant des phéromones. Chez le mâle en particulier, les attitudes de "Sniffing" et de "Flechmen" semblent parfaitement adaptées à la réception des signaux olfactifs émis par la femelle.

Mais les récepteurs ne sont pas seulement olfactifs. En effet un bouc anosmique est très capable de reconnaître une chèvre en chaleur. Des récepteurs gustatifs semblent intervenir dans la reconnaissance de l'état de réceptivité : le léchage de la zone génitale de la femelle s'observe chez de nombreuses espèces.

En ce qui concerne la synchronisation comportementale et l'adoption des postures d'accouplement les signaux olfactifs ne sont pas les plus importants. Il n'en demeure pas moins vrai que l'immobilisation de la truie, par exemple, peut être obtenue par la simple odeur du verrat sans autre stimulus associé.

La chatte en oestrus est capable de reproduire toutes les séquences du comportement sexuel, postures comprises, simplement si elle est introduite dans une cage imprégnée d'urine de chat mâle entier (PERAGOUX 1980).

Nous venons d'étudier rapidement la valeur informative des phéromones, nous allons à présent essayer d'analyser leur mode d'action.

2) Mode d'action des phéromones

a) Emission des phéromones

Le lieu de production a trois origines possibles : le tube digestif, la vessie et les glandes annexes de l'appareil uro-génital, quelques glandes spécialisées.

- Les fécès sont une voie d'élimination classique des phéromones dans les espèces à caecum développé (rat, souris, lapin, chevaux) ; la morphologie des fécès (crottes, crottin) permet d'ailleurs une bonne rémanence des odeurs.

- L'urine demeure la source majeure des phéromones dont l'origine n'est pas toujours précise. En effet certains stéroïdes, glycurono et sulfo conjugués au niveau du rein et du foie, semblent être des précurseurs des phéromones ensuite hydrolysés le long du tractus urinaire pour acquérir leur odeur spécifique (TOUTAIN 1975).

Ainsi le verrat possède un diverticule préputial contenant jusqu'à 500 ml d'un liquide épais et très odorant qui, mélangé par petites quantités à l'urine, constitue un signal olfactif puissant.

De même chez la chienne, l'urine et les sécrétions vaginales nécessitent la présence de la flore microbienne vésicale et vaginale pour synthétiser des phéromones.

Nous pouvons signaler que chez certains rongeurs le néphron lui-même est capable de "sécréter" des phéromones.

- Les glandes spécialisées sont le plus souvent des glandes sudoripares et sébacées transformées, de localisation très variable : glandes carpiennes du verrat, glande mentonnière chez le lapin, pelotes plantaires du rat mâle, glandes anales du chien, pli du rut situé à la base des bois chez les cervidés, glandes axillaires des primates, glandes préputiales de la souris mâle.

Le plus souvent la sécrétion des phéromones est sous contrôle hormonal. Les signaux mâles

sont androgéno-dépendants ; ainsi la castration réduit les odeurs chez les porcins et les rongeurs, par simple atrophie des glandes sécrétrices de phéromones. Par contre une femelle androgénisée est capable d'attirer une femelle en oestrus.

Les signaux femelles sont oestrogéno-dépendants ou oestrogéno et progestérono-dépendants (le dernier cas est celui de la chienne).

b) Structure chimique des phéromones

Elle demeure inconnue ou incertaine pour la plupart des phéromones des mammifères domestiques. C'est certainement chez le porc que la structure des phéromones a été le plus étudiée. Dans cette espèce, en effet les sécrétions des glandes salivaires et des glandes sudoripares contiennent toujours deux principaux composés à noyau androstane :

- 1'androsténone et 1'androsténol.

L'androsténone, fortement liposoluble, est principalement présent dans les graisses de réserves et est responsable de l'odeur de transpiration.

- L'androsténol, hydrosoluble se retrouve dans les glandes salivaires et sudoripares et est responsable de l'odeur de musc.

Il semble que le lieu de synthèse de ces composés stéroïdes est le tissu interstitiel du testicule.

Signalons que chez d'autres espèces, telles que les primates, les phéromones sont des acides gras à courte chaîne.

La quantité émise dans le milieu extérieur est inconnue mais semble très faible si l'on extrapole les quantités trouvées par BUTENANDT sur le Bombyx mori : il lui a fallu 150 000 papillons pour préparer 12 mg de principe actif.

c) Modalités d'émission et de dispersion
.....
des phéromones
.....

Trois comportements particuliers interviennent dans la dispersion des odeurs : (

- le marquage des objets : il est très fréquent et le plus souvent sert à délimiter le territoire. Les arbres, les rochers font le plus souvent les frais de ce marquage et sont "signés" par quelques gouttes d'urine, quelques fèces ou quelques coups de griffes ou cornes.
- L'imprégnation d'un partenaire social.
Le cas le plus typique est fourni par le lapin mâle dominant qui marque toutes les femelles de son harem avec ses glandes mentonnières.
- La libération dans l'air, semble la modalité la plus fréquente et elle donne souvent lieu à certains comportements stéréotypés.

La jument en chaleur urine fréquemment et par petites quantités et disperse ainsi beaucoup mieux son odeur de femelle réceptive.

Chez la vache, la miction réflexe est observée à l'approche et aux attouchements du mâle ; il y a là réponse motrice à l'olfaction du partenaire.

Dans la plupart des espèces, la femelle en chaleur a une activité ambulatoire nettement accrue et ceci contribue à étendre la zone de dispersion des odeurs.

d) La réception des phéromones
.....

Il existe chez les mammifères un organe spécialisé dans la réception des phéromones : c'est l'organe vomero-nasal (ou organe de JACOBSON) situé sur le plancher des fosses nasales et en communication avec la cavité buccale par le canal incisif.

Par des connexions nerveuses complexes (lobe olfactif accessoire, noyaux amygdaliens) il est relié à l'hypothalamus.

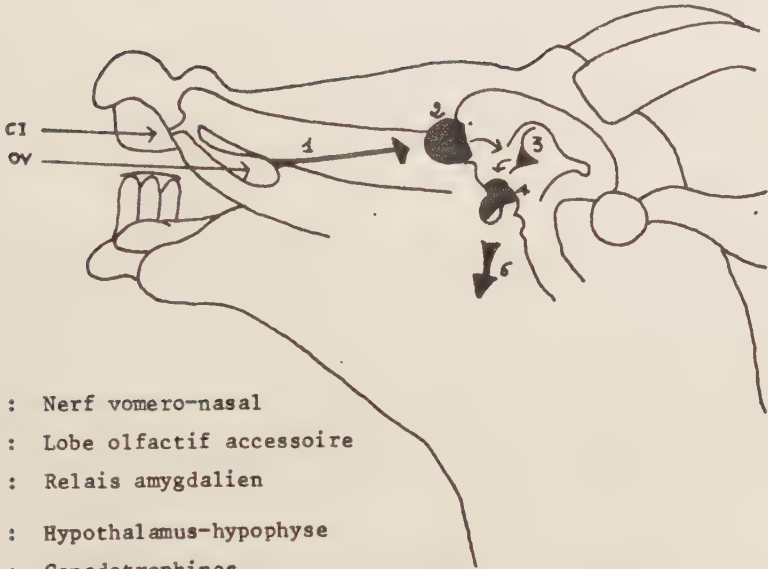
Le comportement stéréotypé du "Fleshmen" serait la preuve de l'utilisation de cet organe (cf. schéma n° 3).

Il faut noter que la perception des phéromones et leur compréhension est étroitement dépendante de l'état physiologique du sujet (ARON 1979).

- Le niveau d'éveil du sujet est en relation directe avec l'activité des bulbes olfactifs. Tout stimuli accroissant le niveau de vigilance augmentera l'acuité de la perception des odeurs.
- L'équilibre hormonal du sujet est évidemment déterminant sur son acuité olfactive. La castration réduit considérablement chez le mâle sa capacité de discernement de la réceptivité de la femelle.
- L'homme est incapable de détecter l'exaltolide alors que la femme, surtout en période préovulaire, la détecte très bien (Un homme traité aux oestrogènes le détecte également.
- Enfin, comme pour les autres odeurs, la perception des phéromones est liée à des facteurs climatiques (humidité, température, mouvements de l'air) puisque l'émission est toujours faite dans le milieu extérieur.

S C H E M A N° 3

=====



- 1 : Nerf vomero-nasal
- 2 : Lobe olfactif accessoire
- 3 : Relais amygdalien
- 4 : Hypothalamus-hypophyse
- 5 : Gonadotrophines
- CI : Canal incisif
- OV : Organe vomero-nasal

ORGANE VOMERO-NASAL ET SES CONNEXIONS NERVEUSES (d'après ESTES - 1972)

Les phéromones sont donc des substances, de découverte récente et de nature encore très peu connue, qui interviennent de façon déterminante dans l'équilibre du groupe social et dans l'harmonie des comportements (et en particulier du comportement sexuel).

En effet, l'hormonodépendance de leur émission et les relations étroites de leurs récepteurs avec l'hypothalamus semblent expliquer la puissance de leur action sur les sécrétions hormonales et sur le comportement sexuel à toutes ses étapes.

Il semble que la civilisation actuelle semble négliger et même effacer, par l'emploi systématique de cosmétiques en tous genres, l'impact des phéromones sur le comportement sexuel humain. Et pourtant les glandes sudoripares du pli axillaire de l'homme et les glandes à mucus de la paroi vaginale de la femme sont des sources importantes de phéromones. Quel dommage, sur le plan biologique, que l'homme, déjà microsmate, pervertisse son odorat par ces fameux "désodorants" !

B - Mécanismes nerveux du comportement sexuel

La sécrétion hormonale semble le premier signal du comportement sexuel ; cette sécrétion agit ensuite sur le système nerveux central par une suite de mécanismes biochimiques et neurophysiologiques complexes.

Les structures nerveuses intervenant dans la réalisation du comportement sexuel intégreront ensuite tous les signaux sensoriels spécifiques ou non, selon des schémas innés ou acquis.

Nous allons étudier successivement les différentes structures impliquées dans le comportement sexuel puis nous aborderons quelques mécanismes neuro pharmacologiques intervenant dans la régulation de ce comportement.

1) Structures nerveuses participant au comportement sexuel

Nous étudierons successivement les structures sous-corticales, les structures rhinencéphaliques puis les structures corticales.

a) Les structures sous-corticales
.....

Leur rôle exact dans le comportement sexuel est toujours difficile à mettre en évidence. En effet, cette partie de l'encéphale est difficilement accessible à l'expérimentation psychophysiologique.

L'importance du diencephale inférieur, et en particulier de l'hypothalamus, est soulignée par le fait que l'ablation complète du néo-cortex, du rhinencéphale, du striatum et du thalamus supérieur n'affecte que très peu le comportement sexuel de la chatte et de la lapine (SOULAIRAC 1970).

Puisque l'hypothalamus était considéré comme "centre du comportement sexuel" il fallait délimiter les zones hypothalamiques impliquées dans ce comportement.

Diverses expériences d'électrolyses démontrèrent, sur le chat, le rat et le cobaye, que de petites lésions de la région supra-optique de l'hypothalamus antérieur supprimaient tout comportement sexuel et toute possibilité d'induction hormonale de ce même comportement.

SOULAIRAC a montré que des lésions de l'hypothalamus postérieur (structures mamillaires centrales et latérales) supprimaient également le comportement sexuel, mais beaucoup plus rapidement (deux à trois jours contre dix à trente jours pour l'hypothalamus antérieur).

Nous pouvons remarquer que la lésion de l'hypothalamus antérieur provoque une disparition totale de tout comportement sexuel ; alors qu'un mâle à lésion hypothalamique postérieure, placé en présence d'une femelle réceptive, présente une excitation motrice particulière. Il n'adopte pas de posture sexuelle mais présente souvent une agressivité remarquable (attaque, morsure).

De plus, les lésions postérieures de l'hypothalamus provoquent toujours des perturbations considérables de tout le tractus génital et des gonades (perturbations de type atrophique).

Dans toutes ces expériences, l'intégrité histologique de la tige pituitaire et de l'hypophyse a été démontrée. Les lésions électrolytiques ne touchent donc pas la fonction gonadotrope hypophysaire et la sécrétion de Gn Rh (gonadotrophin Releasing - Hormones) par les neurones neuro-sécréteurs hypothalamiques.

Les variations dans les différentes espèces animales sont très nombreuses et il n'existe pas de "topographie standard" des aires hypothalamiques responsables du comportement sexuel.

L'inconvénient de cette méthode d'investigation par lésions électrolytiques réside dans le fait que l'on détruit aussi des corps cellulaires et des fibres nerveuses venant d'autres structures.

Des expériences utilisant les stimulations électriques n'apportent pas une grande précision à cette topographie hypothalamique.

Par contre ce type d'expérience a mis en évidence l'existence d'une zone hypothalamique responsable de la satisfaction sexuelle. En effet le rat "expérimental", subissant les stimulations électriques qui induisent chez lui immédiatement une activité sexuelle, apprend très vite à commander lui-même ces stimulations,

si un mécanisme mis à sa disposition le permet. L'animal obtient ainsi satisfaction d'un besoin physiologique.

Cette zone de la satisfaction sexuelle se trouve dans les portions latérales de l'hypothalamus postérieur (SOULAIRAC et SOULAIRAC 1970).

La fréquence de ces autostimulations croît avec la faim et diminue avec le rassasiement, croît avec un traitement androgénique et diminue avec la castration.

Une autre série d'expériences utilisant les hormones marquées a permis de préciser les territoires anatomiques de fixation préférentielle de l'hormone. Le concept de "centre hypothalamique du comportement sexuel" a été alors complètement remis en question. Si en effet les régions antérieures et postérieures sont les plus riches en "cellules marquées", on retrouve ces mêmes cellules, un peu partout, mélangées à d'autres neurones d'activité totalement différente (intervenant dans les mécanismes du froid, de la douleur, de la satiété etc...).

Il semble donc que l'hypothalamus intervienne bien de façon prépondérante dans les mécanismes de motivation, de commande du comportement et de satisfaction sexuels. La concentration des stéroïdes marqués au niveau de certaines zones démontre l'intime imbrication des mécanismes nerveux et hormonaux réglant le comportement sexuel.

b) Structures rhinencéphaliques

Le rhinencéphale, du fait de ses relations anatomiques intimes avec l'hypothalamus, semble impliqué dans l'intégration du comportement sexuel.

L'érection et l'éjaculation par exemple, peuvent être déclenchées par stimulation électrique au niveau du girus hippocampique ou amygdalien.

Ces mêmes régions présentent d'ailleurs une activité électrique caractéristique à la suite d'injections, par voie parentérale, de stéroïdes sexuels ou de gonadotropines.

Chez le rat, des lésions de l'hippocampe dorsal augmentent significativement le comportement sexuel alors que des lésions de l'amygdale produisent une diminution importante et transitoire de toute l'activité sexuelle.

Chez le Macaque par contre, l'amygdalectomie provoque une nette hypersexualité : fréquence augmentée de "montes", sollicitations plus nombreuses et plus actives des léchages génitaux etc...

Le rôle régulateur des structures rhinencéphaliques dans le comportement sexuel semble évident ; les mécanismes de régulation sont par contre très peu connus.

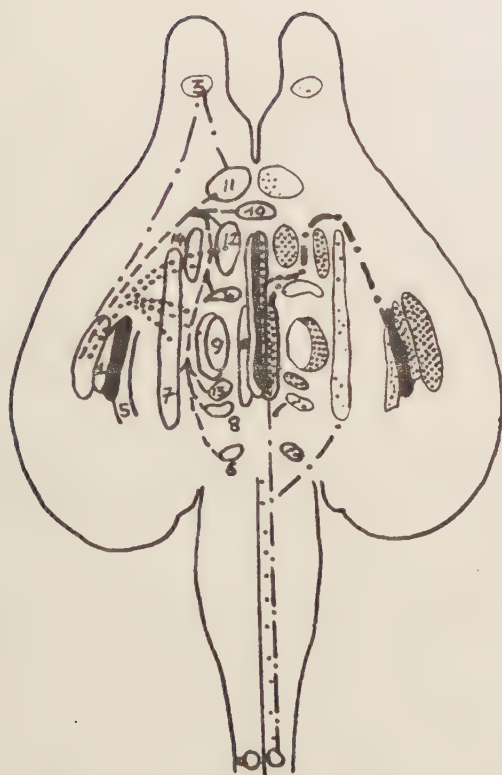
c) Les structures corticales

Le cortex cérébral ne semble pas indispensable à la réalisation du comportement sexuel ou de certaines de ses séquences.

Ceci est particulièrement net chez la femelle. La chatte et la lapine, après décortication complète, présentent un comportement d'oestrus normal et une réceptivité normale, même si les organes récepteurs de la vision, de l'audition et de l'olfaction ont été supprimés (SIGNORET 1971).

Une ratte décortiquée présente une activité cyclique, un comportement sexuel et une gestation normale. Par contre elle ne présente plus le comportement mâle qui est si fréquent chez les femelles de cette espèce.

Chez le mâle par contre, la présence du cortex semble importante pour un déroulement normal du comportement sexuel.



- 1 : Amygdale
- 2 : Noyau arcuatus
- 3 : Noyau olfactif antérieur
- 4 : Noyau paraventriculaire
- 5 : Hippocampe
- 6 : Noyau habenulaire latéral
- 7 : Hypothalamus latéral
- 8 : Noyau hypothalamique postérieur
- 9 : Noyau hypothalamique ventro médian
- 10 : Lamina Terminalis
- 11 : Région paraolfactive
- 12 : Noyau préoptique médian
- 13 : Noyau prémamillaire ventral
- 14 : Stria terminalis

Système oestrogéno-neuronal dans l'encéphale de rat
(Coupe horizontale schématique)



: Système ventriculaire



: Aires oestrogéno-sensibles

(d'après STUMPF, 1970, Am. J. Anat. 129, 207)

Ainsi BEACH (1976) a observé chez le rat que les lésions atteignant 20 pour cent du cortex n'ont pas d'effets ; mais des lésions progressivement plus étendues diminuent le pourcentage de mâles capables de copuler. Une ablation de plus de 60 pour cent du cortex supprime toute possibilité d'accouplement.

Chez le lapin mâle par contre l'accouplement est possible tant que les bulbes olfactifs sont en place, même si la totalité du néocortex a été enlevée.

Il semble que ces déficits du comportement sexuel du mâle décortiqué soient dus à des perturbations sensorielles et motrices plutôt qu'à des lésions de "zones spécifiques" de la motivation sexuelle.

Ainsi le chat sans cortex continue à essayer de copuler avec des femelles réceptives mais, en raison de troubles moteurs graves, ne parvient pas à l'accouplement.

d) Mécanismes médullaires et périphériques

Les structures médullaires semblent constituer le premier niveau d'intégration des postures de l'accouplement. En effet, l'animal spinal (chat, chien, rat) peut présenter les réponses motrices de l'accouplement. Les mécanismes moteurs de l'érection et de l'éjaculation (cf. schéma plus loin) sont organisés au niveau médullaire.

La sensibilité tactile des organes génitaux est à l'origine de la réponse motrice obtenue ; ces informations sensorielles génitales sont très importantes dans le déroulement d'un comportement normal. Ainsi, un chat dont on a supprimé l'innervation du pénis est capable d'érection et d'éjaculation mais incapable de réaliser les ajustements posturaux de l'accouplement (BEACH 1976).

Il est intéressant de remarquer que ces structures médullaires sont stéroïdo-sensibles. Un castrat spinal est capable de copuler après imprégnation intramédullaire de testostérone.

2) Les régulations neuro pharmacologiques du comportement sexuel

Nous venons de voir le rôle capital des structures nerveuses dans le comportement sexuel. Les recherches entreprises par SOULAIRAC montrent que l'on peut rapprocher ces mécanismes nerveux du comportement sexuel d'autres mécanismes connus tels que celui qui assure la régulation de la vigilance.

De façon schématique, on sait qu'il existe deux systèmes de vigilance :

- une vigilance diffuse non spécialisée, qui assure la régulation de la veille et du sommeil, dont les structures sont mésentéphaliques et dont le médiateur chimique est adrénérergique ;
- une vigilance focalisée spécialisée, qui ne met en éveil que des zones restreintes du cortex et certaines portions du rhinencéphale dont le médiateur est cholinérergique.

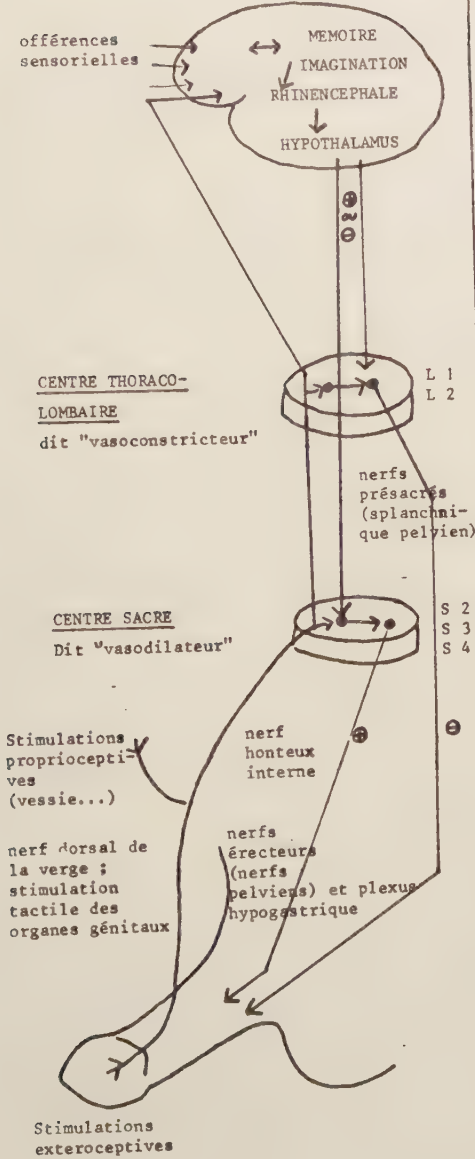
Les deux systèmes adrénérergiques et cholinérergiques interviennent incontestablement dans la réalisation du comportement sexuel et des stimulations pharmacologiques de ces systèmes entraînent de graves perturbations du comportement sexuel.

a) Intervention des régulateurs adrénér- giques

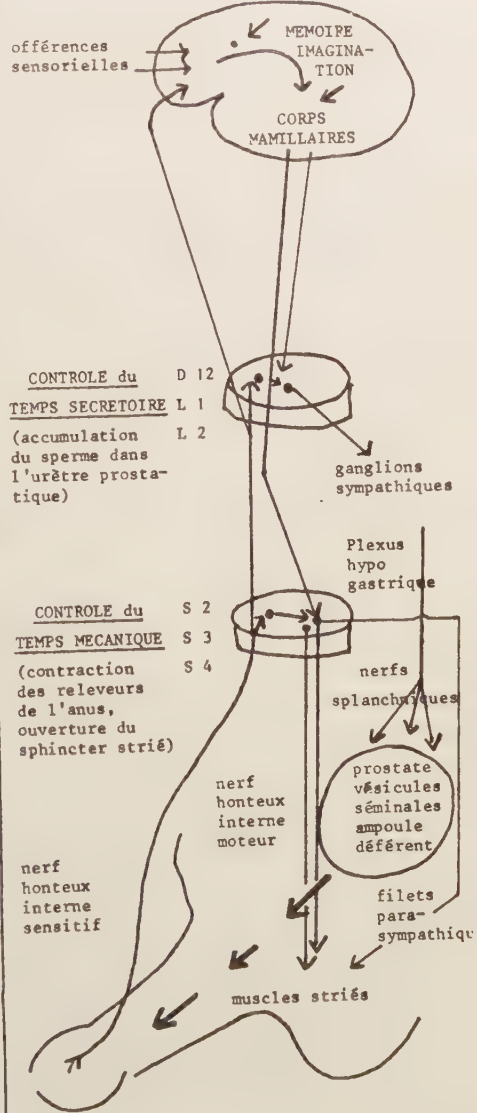
- La noradrénaline par voie intrapéritonéale supprime en quelques minutes et pour une durée de trois à quatre heures le comportement sexuel du rat mâle.

CONTROLE NEUROLOGIQUE

ERECTION



EJACULATION



- L'adrénaline à forte dose fait disparaître tout comportement organisé, sexuel y compris ; à faible dose elle augmente le nombre des éjaculations uniquement.

- La d- amphetamine en début de traitement augmente significativement le comportement sexuel puis, en quelques jours ce dernier diminue et disparaît bien que l'excitation générale du sujet soit intense.

b) Intervention des régulations cholinergiques
.....

- L'atropine, utilisée comme anti-cholinergique typique, abolit totalement tout comportement sexuel du rat mâle bien que le niveau de vigilance soit assez augmenté.
Chez la femelle, l'activité cyclique de l'ovaire est normale, mais il y a absence de tout comportement sexuel.

- La Prostigmine, anticholinestérasique, diminue très nettement le nombre d'éjaculations tout en augmentant la durée de la période réfractaire.

c) Action des substances neurotropes sur le comportement sexuel
.....

- La chlorpromazine (LARGACTIL ND) à 10 mg/kg/jour provoque une diminution des éjaculations et une augmentation du nombre d'intromissions nécessaires à une éjaculation. Ce produit semble intervenir directement sur l'excitabilité des centres génitaux. (SIGNORET - 1978).

- La résapine à faible dose (250 ug/kg) augmente très nettement le comportement sexuel sans augmentation notable du niveau de vigilance fondamentale. Cette substance provoquerait une facilitation des réflexes génitaux (SIGNORET - 1978).

Nous venons d'aborder dans ce chapitre les bases neuro-anatomiques et pharmacologiques du comportement sexuel. Nous les résumerons en quatre points :

1 - Il semble que ce soit au niveau de l'hypothalamus que l'on trouve des structures nerveuses directement responsables du comportement sexuel. De façon schématique on peut admettre l'existence de deux zones particulières :

. les formations antérieures préoptiques qui reçoivent l'ensemble des informations motivantes (stimuli sensoriels, activations corticales et rhinencéphaliques etc...), les intègrent puis les transmettent aux formations postérieures.

. les formations postérieures, à leur tour activées, stimulent directement les réactions neuromotrices et les réflexes génitaux.

2 - En ce qui concerne le cortex cérébral, celui-ci semble beaucoup plus important pour le mâle que pour la femelle. Ceci reflète peut être le rôle plus actif du mâle dans la réalisation de l'accouplement. Il est intéressant de remarquer que plus on s'élève dans l'échelle phylogénique plus la présence du cortex est nécessaire au bon déroulement du comportement sexuel. En effet chez les animaux supérieurs, de petites lésions corticales provoquent des perturbations très importantes.

3 - Le Rhinencéphale, quant à lui, semble représenter un mécanisme intégrateur général et non un centre de la motivation sexuelle. D'ailleurs cette notion de centre de la motivation sexuelle doit être remplacée par celle d'un réseau neuronal qui intégrerait les données humorales et sensorielles ainsi que les afférences des centres supérieurs (mémoire, vigilance, expérience).

4 - Les données sensorielles sont multiples et très diverses alors que les données humorales sont de deux types :

. Les facteurs hormonaux qui activent et sensibilisent les structures nerveuses spécifiques ;

. Les médiateurs chimiques qui règlent dans le système nerveux central, les transmissions inter-neurales ; et donc règlent de façon non spécifique les mécanismes nerveux du comportement sexuel.

C - Facteurs intervenant sur l'organisation et la maturation du comportement sexuel

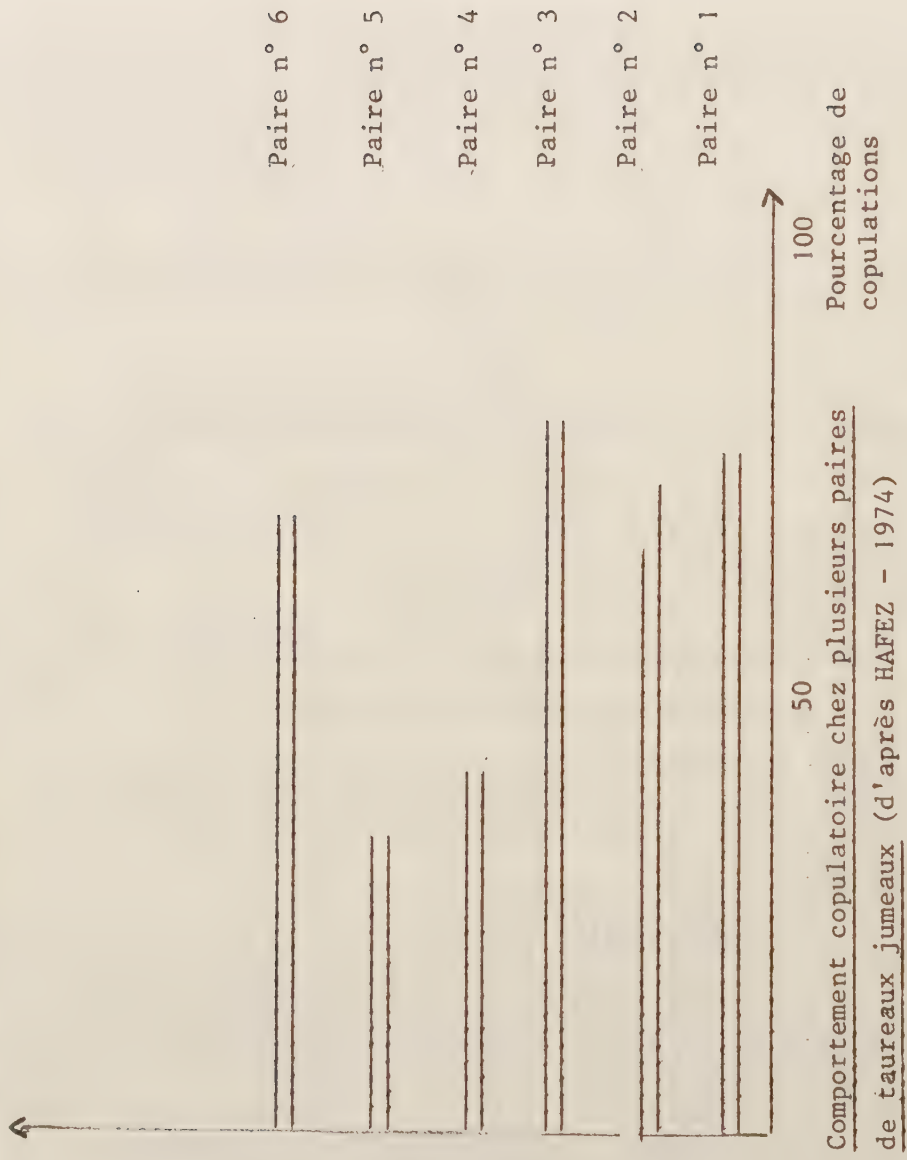
Nous étudierons successivement les facteurs génétiques, les facteurs physiologiques et les facteurs environnementaux qui soient susceptibles de modifier le comportement sexuel.

1) Facteurs génétiques

Des différences de libiolo entre certaines races, certaines lignées, ou certaines souches, sont fréquentes.

A l'intérieur d'une même race, deux jumeaux ont en général la même "intensité" dans le comportement sexuel ; par contre on note d'importantes différences entre diverses paires de jumeaux (cf. schéma n° 4).

Différentes paires



On peut noter la similitude presque complète de comportement entre les deux jumeaux de chaque paire.

SIGNORET notait également des différences notables de durée d'oestrus entre différentes races de brebis ou de truies. Il retrouvait ces mêmes différences de durée lorsque les oestrus étaient provoquées sur des brebis ou des truies ovariectomisées.

Le même auteur pense que certaines différences raciales dans la rapidité d'immobilisation de la truie réceptive, peuvent être d'origine génétique.

Des études beaucoup plus précises chez les rongeurs de laboratoires montrent l'existence d'un déterminisme génétique de certaines étapes du comportement sexuel. Ainsi la durée de la lordose, la durée de la période réfractaire, le nombre d'éjaculations ou d'intromissions sont des caractères qui ont été étudiés par croisement et "Back-cross" (SIGNORET 1971 - YOUNG 1961).

En général ce contrôle génétique du comportement est polygénique, ce qui n'exclut pas l'effet de gènes majeurs (associés souvent à la couleur de la robe). Les études de LEVINE (1970) sur les souris montrent une très nette supériorité de libido (ou d'agressivité dominante ...) des mâles albinos sur les mâles noir-agouti et de ces derniers sur les mâles bruns.

Mais, chez les mammifères, il est toujours difficile de séparer déterminisme génétique et déterminisme environnemental d'un comportement. Et en particulier le phénomène d'empreinte vient toujours compliquer toutes les expériences.

2) Facteurs physiologiques : sexualisation du système nerveux par les hormones foetales et néonatales

La différenciation sexuelle se fait très tôt chez l'embryon aussi bien au niveau des organes génitaux que du système nerveux. C'est en effet la sexualisation de l'axe hypothalamo-hypophysaire qui induira le sexe

phénotypique, puis la sécrétion de stéroïdes par les gonades, contrôlera, de la naissance à la puberté, l'apparition ultérieure du comportement mâle ou femelle.

Nous étudierons successivement ce qui se passe chez le mâle puis chez la femelle, de la conception du zygote jusqu'à la puberté.

a) Chez le mâle :
.....

Très tôt (huitième semaine chez l'homme) le fœtus a une sécrétion testiculaire de testostérone, et ceci permet la masculinisation des organes génitaux internes et externes.

S'il n'y a pas de sécrétion de testostérone, on obtient un fœtus femelle.

De plus, cette sécrétion d'androgènes testiculaires n'est pas sous contrôle hypophysaire (il n'y a pas encore de gonadotropines hypophysaires FSH et LH) mais sous contrôle placentaire par l'intermédiaire des gonadotrophines placentaires.

Ensuite, de la naissance à la puberté, testicules et corticosurrénales sécrètent des androgènes à faible taux, mais suffisamment pour inhiber l'apparition ultérieure d'une activité cyclique femelle (GIROD 1977).

En effet, un rat castré à la naissance présentera à l'âge adulte la réaction de lordose caractéristique de la femelle, s'il reçoit oestrogènes et progestérone (par une greffe d'ovaire par exemple). Curieusement, la castration après le 40ème jour n'a aucun effet "féminisant". Chez le rat, la période critique semble être les deux premiers jours de la vie (BROWN-GRANT 1974).

De même, une injection de testostérone sur une ratte de 3 jours empêchera toute activité cyclique et toute ovulation.

Il y a donc bien sexualisation de l'axe hypothalamo-hypophysaire par les androgènes.

Les androgènes ont d'ailleurs un rétrocontrôle négatif sur :

- la libération de LH-RH par l'hypothalamus
- la sécrétion de FSH-LH par l'hypophyse
- l'activité cyclique de l'hypothalamus (bloquage de l'ovulation)
- l'activité tonique de l'hypothalamus.

b) Chez la femelle
.....

Il n'y a pas de sécrétions de stéroïdes par l'ovaire durant la vie foetale et la différenciation sexuelle femelle des organes génitaux externes et internes n'est pas oestrogénodépendante.

Par contre les androgènes, comme nous l'avons vu, sont capables de supprimer l'ovulation chez l'adulte, s'ils sont injectés dans la période périnatale. La phase critique semble être d'ailleurs assez précise : du jour 2 au jour 6 (naissance = jour 0) chez la ratte (BROWN-GRANT 1974).

L'androgénisation des femelles entre le 10ème et le 20ème jour n'est efficace qu'à de fortes doses de propionate de testostérone et totalement inefficace après le 20ème jour.

Il est assez étonnant de noter que le benzoate d'oestradiol est encore plus efficace que les androgènes pour masculiniser le cerveau de ratte. L'agent efficace au niveau cellulaire semble donc être un métabolite androgénique des oestrogènes.

Il faut noter également que ces rattes masculinisées, incapables d'ovuler spontanément, sont capables d'ovuler à la suite d'un coït, ou après traitement à LH ou à la gonadotrophine chorionique humaine.

Donc, nous assistons bien à une masculinisation de l'hypothalamus et non à une masculinisation des gonades.

Cette sexualisation du système nerveux avant la puberté pose encore de nombreux problèmes. En effet, bien avant la puberté, hypothalamus, hypophyse et organes périphériques sont capables de fonctions matures. Il semble que la puberté soit sous contrôle aminergique et la maturation de la transmission synaptique neuroaminergique dans certaines voies nerveuses est une étape nécessaire au déroulement normal de la puberté.

3) Facteurs environnementaux

Plusieurs facteurs externes peuvent influencer le comportement sexuel et en particulier les saisons sexuelles. Ces facteurs sont de deux types :

- Les facteurs "obligatoires" qui sont physiques et naturels et dont la variation entraîne toujours un début ou un arrêt de la période de reproduction ;
- Les facteurs "modifiants" qui influencent telle ou telle réponse comportementale aux facteurs obligatoires mais ne peuvent jamais supprimer cette réponse (SADLEIR 1972).

Nous allons étudier successivement ces différents facteurs.

a) La lumière

L'influence de la photopériode sur les cycles sexuels de la femelle est bien connue chez de nombreuses espèces. Chez certaines c'est la baisse de la durée quotidienne d'éclairement qui induit le départ de l'oestrus (brebis, chèvre), chez d'autres c'est l'augmentation de

la durée d'éclairement qui déclenche le cycle (carnivores, rongeurs, chevaux) (VAISSAIRE 1977).

Nous pouvons signaler que cette durée de photopériode a une influence telle qu'elle peut avancer l'âge de la puberté. Ceci a été observé chez les rongeurs, les ovins et même chez les carnivores. Une chatte qui atteint 6 mois en février par exemple peut présenter ses premières chaleurs, alors qu'une chatte qui a 7 ou 8 mois en décembre attendra le printemps suivant.

Cette influence de la lumière intervient également chez le mâle, mais de façon moins nette. On note en particulier des variations très nettes chez le bélier et l'étalon, de la composition du sperme et de sa richesse en spermatozoïdes (HAFEZ 1962).

b) La température

.....

L'effet de la température, facteur "modifiant" n'est jamais aussi net que celui de la lumière facteur "obligatoire".

Cependant certaines expériences sur rongeurs ont montré une très nette diminution de l'activité sexuelle en période de froid. Les hivers rigoureux bloquent les cycles des espèces à activité sexuelle continue.

La chaleur si ce n'est expérimentalement et à des températures anormalement élevées, ne provoque aucune modification du comportement et des cycles sexuels.

c) L'alimentation

.....

Là encore, l'âge d'apparition de la puberté et la durée des saisons sexuelles sont considérablement modifiées par la qualité et la quantité de nourriture absorbée par l'animal.

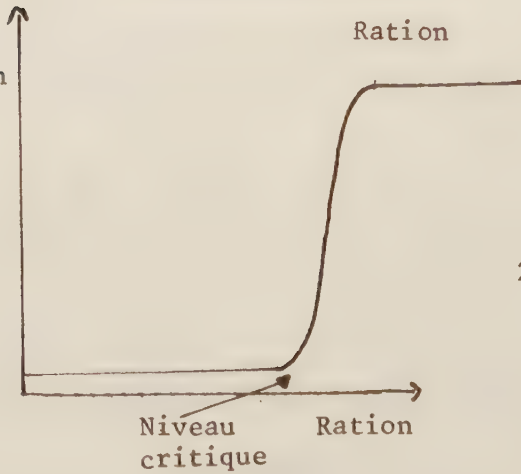
On obtient trois types de réactions en fonction de l'alimentation (SADLEIR 1972).

Reproduction

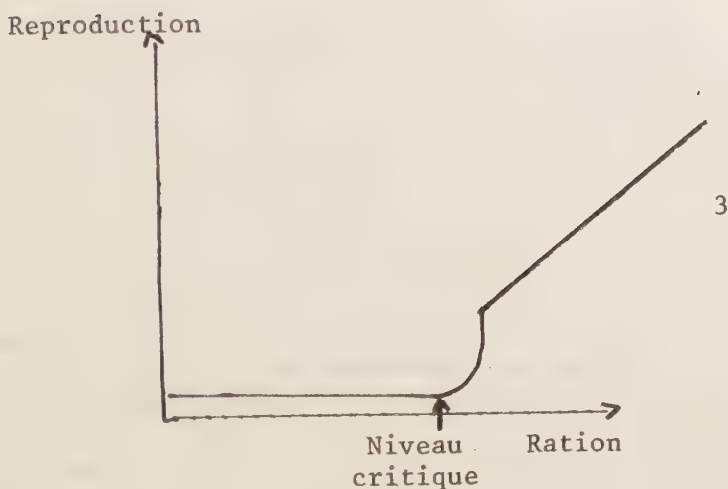


1

Reproduction



2



Nous pouvons remarquer que, contrairement à toutes les espèces animales connues, l'homme n'est pas atteint par la malnutrition dans sa capacité à se reproduire. Aucune explication n'a été donnée à ce phénomène "aberrant". Notre réponse "activité sexuelle" en fonction de la ration alimentaire serait du type 2 avec un niveau critique très bas ...

d) Effets sociaux

Nous avons déjà vu les effets considérables des phéromones sur les cycles sexuels et l'apparition de la puberté.

Nous avons vu également l'influence de certains stimuli sur la libido du mâle : présence d'autres animaux, changements brutaux d'environnements, apparition de nouvelles femelles en chaleurs dans le troupeau.

Mais le facteur social le plus important dans la maturation du comportement sexuel est certainement l'effet de l'expérience.

Des informations acquises dès le plus jeune âge lors de contacts avec les congénères et avec les parents, sont nécessaires à l'organisation du comportement sexuel. Ensuite, l'expérience même intervient dans le bon déroulement des séquences du comportement.

De très nombreuses expériences d'isolement du jeune (élevage en KASPAR HAUSER) ont permis de mettre en évidence l'importance de ce phénomène d'empreinte.

Dès 1873 SPALDING remarquait que les poussins recherchaient la compagnie de l'être vivant (homme ou animal) qui les avait soignés dès leur éclosion.

Plus tard Konrad LORENZ donnait le nom d'empreinte à cette "acquisition de l'objet vers lequel s'orientent les réactions instinctives sociales" et précisait certains points :

- Cette imprégnation ne peut avoir lieu que lors d'une brève période critique, et contrairement à un apprentissage, est irréversible.
- Ce processus d'acquisition est achevé avant que les comportements qu'il influence soient mis en place.
- Le jeune, par ce processus, reconnaît les caractères généraux de son espèce et non pas les caractères individuels de sa mère.

Le choix ultérieur du partenaire sexuel semble être dicté par cette imprégnation filiale. Ceci a été particulièrement bien étudié chez les oiseaux chez qui le mâle devenu adulte, cherche à s'accoupler avec un individu - ou un objet - identique à sa "mère adoptive".

Un tel processus suppose la possibilité de l'inceste, or ce dernier n'est que très exceptionnellement commis. Il semble en effet qu'à l'imprégnation maternelle des tous premiers jours succède une imprégnation sexuelle, plus tardive, qui se fait surtout grâce aux contacts sociaux avec les congénères de la même espèce.

De nombreuses expériences d'élevage en isolement ont été effectuées sur les primates. Elles donnent en général des résultats catastrophiques quant au déroulement normal du comportement sexuel. Ainsi le singe rhésus isolé est incapable de réaliser les ajustements posturaux de l'accouplement. (Cette incapacité à s'accoupler n'est qu'une des nombreuses et très graves altérations comportementales de l'élevage en isolement). Chez le chien et le cobaye, d'importantes perturbations apparaissent également après isolement (YOUNG 1961).

Chez les animaux domestiques les résultats divergent selon l'espèce. Ainsi seulement 16 pour cent de béliers élevés isolés essayent de copuler avec des brebis réceptives. Par contre des verrats élevés en groupes unisexués dans les stations de testages ne présentent aucune altération de leur comportement sexuel.

Nous n'avons signalé que les anomalies chez le mâle. Il semble en effet que la femelle soit moins sensible à l'isolement. Parmi toutes les espèces étudiées, seules les femelles de primates élevées isolées présentent de graves perturbations comportementales, maternelles en particulier (HARLOW 1970).

On peut penser que c'est par le jeu que les contacts sociaux se font avant la puberté. La sexualité précoce existe, comme chez l'enfant, chez de très nombreuses espèces animales. Les tentatives d'accouplement hétéro et homo sexuel s'observent très tôt et très fréquemment dans la plupart des espèces. Ces jeux sexuels

précoces sont presque toujours le fait du mâle ; la femelle, sauf chez les primates, ne présente jamais de réceptivité sexuelle avant la puberté.

Ceci explique peut-être la plus grande sensibilité du mâle à l'isolement précoce.

Cette notion d'imprégnation par la mère puis par les congénères est différente de la notion d'apprentissage, qui se fait chez les deux partenaires, à partir de la puberté. Le jeune mâle inexpérimenté, approche timidement la femelle, la flaire longuement, la monte sans érection, essaye plusieurs "sauts" ; en général l'érection et l'éjaculation sont incomplètes. Mais rapidement les mécanismes comportementaux se mettent en place.

La recherche et l'identification du partenaire réceptif sont également beaucoup plus rapides et efficaces chez les animaux expérimentés. Cet apprentissage est particulièrement évident chez les mâles utilisés dans les centres d'insémination artificielle. En effet le taureau, l'étalon ou le verrat apprennent très rapidement à monter un simple manequin, leur latence à l'érection est de plus en plus courte, et leur éjaculation se fait plus complète (SIGNORET 1971).

Cet apprentissage une fois acquis n'est plus hormono-dépendant. Le chat et le rat par exemple, castrés après expérience sexuelle, continuent à rechercher et à "s'intéresser" aux femelles réceptives, que la castration ait lieu avant ou après la puberté (ROSENBLATT - 1962).

La réalisation du comportement sexuel, outre ses mécanismes hormonaux et nerveux, dépend également étroitement de facteurs d'environnement dont le plus important est l'environnement social des premiers jours de la vie.

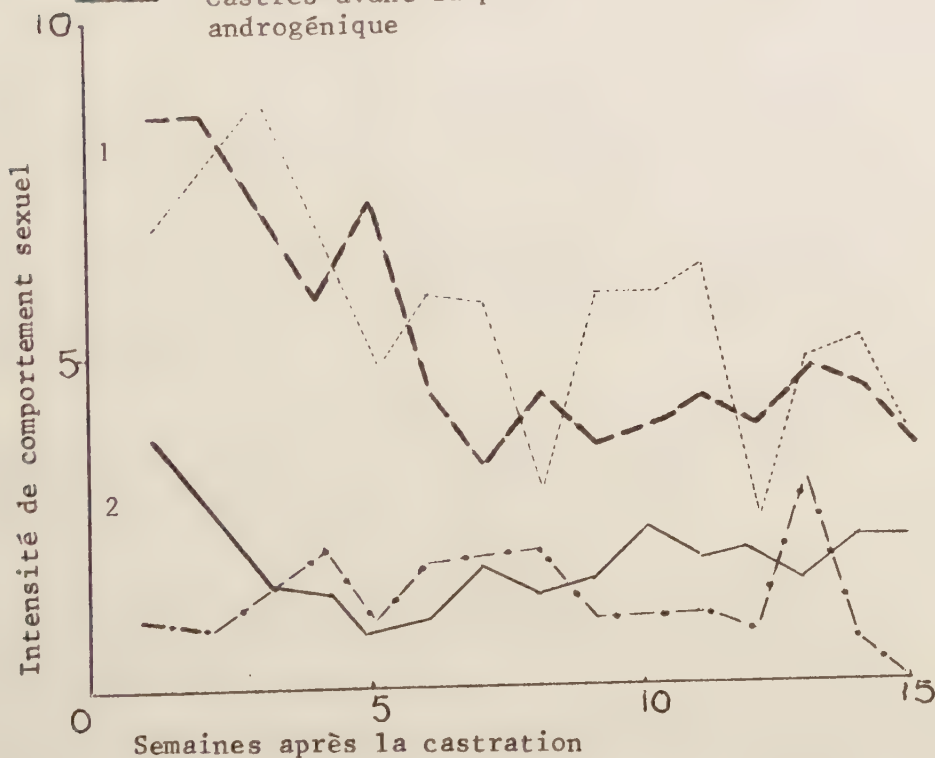
Cette imprégnation d'abord maternelle (individuelle) puis sexuelle (supra-individuelle) conditionnera définitivement l'harmonie des comportements adultes.

1 - Mâles "expérimentés" :

- castrés après la puberté
- castrés avant la puberté avec traitement androgénique

2 - Mâles "inexpérimentés" :

- .-.-.-. Castrés après la puberté
- Castrés avant la puberté avec traitement androgénique



Effets de la castration sur le comportement sexuel du chat mâle (avec ou sans expérience sexuelle, avec ou sans traitement androgénique)

(d'après ROSENBLATT et ARONSON)

IV - VARIATIONS ET ANOMALIES DU COMPORTEMENT SEXUEL

=====

Nous avons volontairement intitulé ce chapitre ainsi ; en effet, il est toujours difficile de qualifier d'anormale une variation dans le déroulement du comportement sexuel et de perverse une anomalie dans l'identification ou la recherche du partenaire.

Définir la normalité en matière de comportement sexuel animal nécessite cependant beaucoup moins de précautions que chez l'homme espèce animale, certes, mais consciente, avide de plaisirs et fort riche en imagination.

Chez l'animal, l'union sexuelle d'adultes (hétérosexuels) en vue de la procréation semble constituer la norme. Nous verrons que quelques "entorses" à cette règle de conduite ne sont pas rares et ne sont pas forcément contre nature.

Nous n'allons pas faire ici une liste exhaustive de toutes les déviations, observées ou simplement décrites, du comportement sexuel mais plutôt essayer d'expliquer tel ou tel comportement inhabituel.

Nous pouvons cependant signaler que l'élevage en claustration des animaux domestiques et de laboratoire augmente de façon significative la fréquence d'apparition de comportements anormaux.

Nous allons étudier successivement les variations et anomalies courantes puis celles que l'on observe beaucoup plus rarement.

A - Variations et anomalies courantes

1) Homosexualité

Les relations sexuelles entre deux animaux de même sexe sont très facilement observables chez tous les animaux domestiques et de laboratoire, et peuvent être considérées comme pratiques normales dans la plupart des cas.

On l'observe assez tôt chez les jeunes impubères et surtout chez les mâles. Comme nous l'avons vu, ceci correspond à une période d'imprégnation sexuelle déterminante pour le comportement futur de l'animal.

A la puberté, l'homosexualité est fréquente et correspond à la mise en route du gonostat hypothalamo hypophysaire et à l'inondation hormonale de tout l'organisme à cette période.

Chez l'adulte, on retrouve l'homosexualité sous différentes formes.

Chez les bovins par exemple, il est très fréquent, voire systématique, d'observer un comportement de monte chez une femelle en chaleur. Ceci s'observe aussi fréquemment chez les rongeurs, chez les canidés et les ongulés.

L'imprégnation oestrogénique au moment de l'oestrus met en oeuvre le comportement de type mâle comme une des réactions comportementales caractéristiques de cet état physiologique. Mais, phénomène plus surprenant, les femelles physiologiquement "normales" montent également la femelle en oestrus. Ceci suppose qu'une femelle, quel que soit son état physiologique, est capable comme le mâle de percevoir les signaux induisant le chevauchement. Les tentatives de monte effectuées par des mâles sur d'autres mâles sont également fréquentes.

Chez le taureau, comme chez le verrat, c'est l'immobilité qui est le facteur déclenchant le chevauchement, et donc un mâle immobile peut constituer le signal comportemental pour un autre mâle.

Chez le chien, le chevauchement correspond souvent à une manifestation de la hiérarchie sociale : le dominant ou le "propriétaire" sodomisera le dominé ou l'étranger (SIEGEL - 1977).

L'homosexualité peut être également due à une perturbation de l'imprégnation individuelle. Deux mâles élevés ensemble, isolés de tous contacts sociaux, formeront le plus souvent un couple homosexuel à l'âge adulte.

Nous pouvons enfin citer à titre anecdotique l'obtention par MANNING de souches de drosophiles lesbiennes ... Ceci pose cependant le problème de l'étiologie génétique des "perversions" sexuelles. Il est sûr que certains "traits de caractère" sont transmissibles génétiquement mais leur héritabilité est généralement faible.

2) Hypersexualité

Elle se rencontre fréquemment dans l'un ou l'autre sexe.

Chez la femelle, on parle de nymphomanie. Cette nymphomanie est le plus souvent d'origine hormonale et correspond à un excès de sécrétion en oestrogènes ou en androgènes par l'ovaire ou les corticosurrénales. En pratique rurale il est fréquent de soigner des vaches pour nymphomanie. L'examen clinique rapide révèle alors une femelle à chaleurs très prononcées, à cycle raccourci, à aspect morphologique particulier (le ligament sacrosciatique est relâché, la vache est "cassée").

L'examen gynécologique révèle le plus souvent un follicule kystique (ou plusieurs) sur l'ovaire. Ces kystes cèdent facilement à la pression manuelle ou à un traitement par la Gonadotrophine chorionique humaine (HCG) qui provoque, par effet LH, leur éclatement. Il faut remarquer que cette affection est plus fréquente chez les femelles à haute production laitière et dans certaines lignées. Il existerait une prédisposition héréditaire à la nymphomanie.

Il existerait une prédisposition raciale également ; ainsi la chatte siamoise est très fréquemment (pour ne pas dire systématiquement) nymphomane : l'oestrus est plus long et plus intense, la saison sexuelle dure presque toute l'année, l'interoestrus est beaucoup plus court.

On parle de nymphomanie lorsque la femelle présente une hypersexualité de type femelle. On parle de virilisme lorsqu'il y a transexualité et comportement mâle chez une femelle ; l'ovaire sécrète alors des androgènes (vache taurelle par exemple).

Mais il ne faut pas limiter l'étiologie de la nymphomanie et du virilisme à une pathologie ovarienne. Tout l'axe hypothalamo-hypophyso-gonadique est concerné ainsi que d'autres glandes endocrines : la thyroïde et les cortico-surrénales. C'est le cas en particulier de la jument et de la chatte qui peuvent présenter de la nymphomanie (ou du virilisme) sans aucune lésion ovarienne.

Chez le mâle, l'hypersexualité se manifeste par une excitation sexuelle intense, par la recherche de l'accouplement, par des tentatives de saillies sur les femelles ou les mâles de la même espèce ou parfois d'espèce différente.

On reconnaît plusieurs étiologies à cette hypersexualité.

Tout d'abord une simple inflammation du tractus génital (Balanite, Balanoposthite, sarcome de Sticker du chien etc...) peut déterminer une congestion des organes génitaux externes et donc une "excitation" sexuelle du sujet.

On peut également invoquer un désordre endocrinien par un excès de sécrétion d'androgènes (tumeur de la glande intersticielle, testicule ectopique du cryptorchide, tumeur sécrétante des corticosurrénales). Classiquement on considère que l'excès d'androgènes modifie le comportement et en particulier le comportement sexuel. Or, il semble dans le cas de la cryptorchidie, que le testicule ectopique soit très peu sécrétoire. Chez l'étalon en particulier on suppose que c'est la douleur au mouvement qui rend l'animal plus agressif.

L'hypersexualité d'origine purement comportementale demeure assez rare chez les animaux domestiques. On la rencontre cependant chez l'animal de compagnie (chien surtout) et il semble bien que l'on puisse parfois la mettre en relation avec certains troubles du comportement sexuel du maître ...

3) Hyposexualité

Cette perturbation est très fréquente chez nos animaux domestiques et de laboratoire, mâles ou femelles.

L'extériorisation du comportement sexuel est considérablement perturbée par l'élevage et la claustration. Les espèces sauvages ou les espèces domestiques vivant à l'état sauvage ne connaissent pratiquement jamais ce type de problème.

Très souvent l'hyposexualité est d'origine lésionnelle chez le mâle : balanite, balano-posthite, orchite, traumatisme etc...).

Chez la femelle, on observe soit une absence totale de chaleurs, c'est la frigidité vraie ; soit des chaleurs discrètes et pratiquement indécélables : c'est la fausse frigidité ou suboestrus (BERTRAND 1978).

Cette frigidité peut être lésionnelle congénitale (hermaphrodisme, free-martinisme, infantilisme génital) ou acquise (inflammations ovariennes, pathologies utérines graves) mais le plus souvent elle est fonctionnelle ; dans ce dernier cas on reconnaît plusieurs étiologies possibles :

- les déséquilibres nutritionnels, surtout chez la vache laitière et chez la truie (déficits en vitamine A, D et E, en phosphore etc...)
- les déséquilibres endocriniens qui sont dus soit à l'antagonisme FSH-Prolactine chez la femelle en lactation (jument, truie), soit à la présence d'un corps jaune persistant périodique ou kystique.

Mais ce corps jaune est plus souvent le témoin que la cause de la frigidité, car il est rarement sécrétoire et la progestérone n'est pas systématiquement anti-oestrogénique (BERTRAND 1978).

Nous voyons donc que cette hyposexualité est très fréquente et pose de nombreux problèmes aux éleveurs.

4) L'autoérotisme

Ce type de comportement s'observe très fréquemment chez la plupart des espèces de mammifère, l'homme y compris.

Longtemps, la masturbation a été considérée comme une pratique perverse et contre nature ; "définissant l'onanisme, comme la masturbation, "genre de libertinage solitaire nuisible à la santé", F. Littré commettait une double erreur. Onan copulait avec sa belle soeur Thamar, mais retirait son pénis au moment de l'éjaculation. C'est le coït interrompu, qui n'a rien de solitaire. Quant à la masturbation, elle n'a jamais nui à la santé de personne" (ZWANG - 1978).

Les conditions artificielles de l'élevage augmentent très nettement la fréquence de la masturbation chez les animaux domestiques.

De façon générale, le mâle se livre beaucoup plus souvent aux pratiques autoérotiques que la femelle.

Dans les stations de monte et les harras, de très nombreux étalons se masturbent selon un "manuel opératoire" très simple : "L'animal est immobile, les yeux fixes (...). La verge sort du fourreau et entre à l'état de demi-érection. A ce moment, par des contractions des ischio-caverneux, la verge opère des mouvements de haut en bas qui complètent l'érection. Celle-ci étant prononcée, le pénis vient toucher la face inférieure de l'abdomen. Les mouvements deviennent plus rapides, il se produit des frémissements musculaires, et l'éjaculation a lieu" (PLASSIO - 1905).

Ceci pose d'ailleurs un problème car ces chevaux, animaux facilement "maniaques", deviennent, à force de masturbation, oligo-spermiques voire azoospermiques (CARLIER - 1977).

On observe le même type de masturbation chez le taureau, le bélier, le bouc, le verrat, le chien etc...
Chez le chien et le chat on observe fréquemment l'auto-fellation.

Chez les femelles, la masturbation consiste en un frottement de la vulve contre un objet quelconque. On retrouve également l'auto-fellation chez les chiennes et les chattes.

Nous voyons donc que la masturbation est de pratique courante dans le monde animal et qu'elle ne pose des problèmes que lorsqu'il s'agit d'étalons ou de

taureaux utilisés dans les stations de monte ou dans les centres d'insémination artificielle.

L'auto-érotisme semble se situer à la limite de la normalité et peut -être, au plus, considéré comme une légère déviation du comportement sexuel animal mais certainement pas comme une anomalie.

5) Troubles dans les séquences comportementales

On observe parfois de petites perturbations à certains stades très précis de la séquence d'accouplement, chez des animaux à libido cependant normale.

L'absence ou l'insuffisance d'érection se rencontre chez des jeunes taureaux ou béliers de concours. Ces animaux, "poussés" au point de vue alimentaire, présentent souvent un infantilisme des organes copulateurs.

Toutes les lésions et affections du système locomoteur peuvent perturber et même inhiber totalement la réaction de monte du mâle à la libido normale.

On observe occasionnellement l'insuffisance de la protrusion du pénis par absence d'effacement du S pénien chez le taureau. Cette affection est héréditaire et liée à un gène autosomal récessif (DERIVAUX 1958).

On observe également des troubles de l'éjaculation : éjaculation incomplète - absence totale d'éjaculation, éjaculation précoce ou trop tardive etc... La plupart de ces troubles fonctionnels s'observent chez des animaux surmenés (étalons en saison de monte), mal entretenus ou trop bien entretenus (embonpoint excessif).

Parfois une affection de la femelle (pneumo vagin) rend l'éjaculation presque impossible par absence de contact (ou contact douloureux) du gland avec la muqueuse vaginale et cervicale (CARLIER 1977).

L'intromission est parfois rendue impossible par une autre pathologie femelle : le vaginisme. Cet état morbide est caractérisé par une hyperesthésie souvent douloureuse du vagin et par une contracture réflexe et spasmodique des muscles du sphincter de la vulve. Le plus souvent ce vaginisme est secondaire aux inflammations aiguës ou chroniques du vagin.

Nous venons d'étudier rapidement quelques anomalies courantes du comportement sexuel. La plupart de ces "troubles" sont réversibles et cèdent facilement soit à une intervention thérapeutique, soit à un changement d'environnement.

Nous allons aborder à présent certaines anomalies d'observation beaucoup plus rare.

B - Anomalies peu fréquentes

Nous abordons ici les troubles du comportement dont l'observation est rare voire exceptionnelle.

1) Masochisme - Sadisme

Les sexologues actuels considèrent le sadisme et le masochisme comme les deux faces, actives et passives, d'une même déviation : l'algolagnie. L'obtention du "plaisir" sexuel ne peut se faire que grâce à la douleur subie ou donnée.

Ce type d'agression sexuelle constitue la pathologie la plus grave dans le comportement sexuel humain (ZWANG - 1976).

Il est très difficile d'affirmer si un animal est sadique ou masochiste tout simplement parce que plaisir et cruauté semblent être l'apanage de l'homme.

Bien sûr certains comportements animaux au moment du coït paraissent particulièrement agressifs : le

matou mord la nuque de la chatte pendant l'orgasme, l'étalon mord la jument, le bélier donne des coups de pattes et de têtes à la brebis avant de la chevaucher etc...

Mais toutes ces pratiques font partie du langage sexuel de l'espèce et ne sont jamais le fait d'un individu "plus cruel" que les autres.

D'autre part, cette "agressivité" n'est pas du tout liée à un plaisir sexuel et ne peut jamais être considérée comme une manoeuvre érotique.

Quant à ces étalons qui, dans certains haras, ont besoin de coups de fouet ou autres sévices pour rentrer en érection, ils ne semblent pas masochistes mais peut être bien surmenés. Certains stimuli du milieu extérieur semblent bien nécessaires à augmenter leur niveau d'éveil et à faire réapparaître une libido exténuée.

Quant au postulat selon lequel l'agression sexuelle du mâle est le ressort du comportement "viril" alors que la femelle, "normalement" masochiste subit le sadisme de son partenaire, il est digne des sexologues du 19ème siècle.

2) Le fétichisme

La fixation sur certains objets (rattachés de près ou de loin aux centres d'intérêt érotiques "normaux") pour obtenir (le plus souvent par la masturbation) le plaisir sexuel est une pathologie bien connue chez l'homme. Dans le cadre de cette définition, le fétichisme animal n'existe pas.

Il est cependant vrai que certains mâles accomplissent l'acte sexuel sur des objets parfois inattendus. Tel "toutou" ne présentera une libido normale qu'envers un vulgaire ballon, tel étalon ne pourra entrer en érection que dans telle stalle et en présence de

certaines objets ; quant aux taureaux de centres d'insémination, leur seul et unique fétiche est tout simplement leur manequin, grossier et pourtant si convoité.

Nous voyons là que l'on ne peut pas parler vraiment de fétichisme, mais d'influence de l'environnement, et d'apprentissage par l'animal de l'environnement favorable.

3) Rapports interspécifiques

Les accouplements interspécifiques sont exceptionnels chez les animaux vivant à l'état sauvage.

Chez les espèces domestiques ils sont moins rares et pratiquement toujours provoqués par l'homme, qui doit pour ce faire user de toute la ruse dont il est capable.

L'obtention d'hybrides interspécifiques est le but de l'opération.

Peuvent ainsi être croisés, avec succès : l'âne et la jument ou l'étalon et l'anesse, le yack et la vache ou le taureau et la femelle yack, le zébu et la vache, le bison et la vache, le sanglier et la truie etc...

L'obtention d'hybrides ou de métis est courante en élevage et ne surprend pas.

Par contre, les rapports entre espèces très différentes ont toujours attisés l'imagination des amateurs de "sensations fortes" ... Là encore nous devons apporter un crédit relatif à toutes les observations faites en ce domaine ; et insister sur le côté exceptionnel de tels rapports chez les animaux sauvages, ne serait-ce qu'à cause de territoires et d'habitudes de vies fort différents.

On retrouve dans la littérature des descriptions, plus ou moins précises et plus ou moins cocasses,

de rapports entre taureau et jument, chien et poules, chien et chat (te), chien et truie, lapin et coq nain, chat et lapin etc...

Il semble que la majorité des observations concerne le chien ; ce dernier semble être le plus durement éprouvé par la domestication de l'homme quant à son équilibre et son épanouissement sexuel ...

4) Rapports entre l'homme et les animaux

Qualifiées de zoophilie ou bestialité "les unions charnelles entre humains et animaux englobent paradoxalement les fantasmes mythiques les plus olympiens et les réalités fermières les plus terre à terre" (ZWANG - 1979).

En effet dans la plupart des légendes et des mythologies on retrouve ces rapports "monstrueux" entre un dieu métamorphosé en animal et une mortelle naïve et abusée : Jupiter - taureau avec Europe, Jupiter - cygne avec Lédä etc...

D'un bout à l'autre de la terre on raconte de telles histoires de femmes copulant avec toutes sortes d'animaux sauvages terrestres ou marins et d'hommes se laissant séduire par des femelles domestiques, sauvages ou imaginaires.

En fait, pour de simples raisons évidentes d'anatomie, l'éventail des rapports sexuels humains-animaux se réduit considérablement.

De plus, ce n'est jamais une perversion animale mais un apprentissage imposé par l'homme à l'animal.

Sans rentrer dans le détail, il est connu de tous temps que les chèvres, les brebis, les chiennes et plus rarement les vaches, juments et ânesses "offrent" leurs faveurs aux bergers, commis et idiots de village.

Quant aux veaux, agneaux, chevreaux et autres jeunes animaux domestiques, ce sont de patients spécialistes de la fellation pour peu que l'organe convoité soit agrémenté de sel, sucre ou miel ...

Les animaux de compagnie sont sollicités par les hommes et par les femmes ; et chez ces dernières, "contrairement aux fantasmes phallomorphiques (et sadiques) de l'imagination "populaire" (viriliste), c'est habituellement pour un plaisir clitoridien et non vaginal (...) ; c'est la langue des animaux d'appartement qui émeut leurs utilisatrices" (ZWANG - 1978).

Là aussi l'apprentissage récompensé de friandises judicieusement placées, s'acquiert très vite pour un animal d'intelligence correcte ...

Quant à l'accouplement imposé par l'animal à l'homme il relève de l'anecdote ou de la légende ; il suppose en effet un humain bien peu rapide (à la course) et un animal doué de moyens de contention remarquables. Et pourtant "les grands babouins déflorateurs de jeunes filles impubères" (GRAINVILLE (P.) Les Flamboyants - Le Seuil 1976) continuent à hanter les contes africains.

Sauf contraint lui-même par des humains (bourreaux, tortionnaires et autres pervers) l'animal ne "viole" jamais un homme ou une femme. (De même d'ailleurs qu'il ne viole jamais un autre animal non consentant).

Nous venons d'aborder quelques variations, quelques déviations du comportement sexuel animal. Nous avons répertorié ces anomalies selon leur fréquence d'apparition, nous aurions très bien pu les classer selon leur étiologie et selon l'ancienneté du trouble dans l'ontogénèse de la sexualité : chaque perturbation au niveau d'une étape de l'ontogénèse des caractères sexuels se retrouve au niveau du comportement sexuel de l'adulte.

- Anomalies dans la réalisation du sexe génétique

Ce sont les intersexualités gonosomiques du syndrome de Klinefelter qui chez l'animal provoquent généralement une hypoplasie testiculaire et des troubles comportementaux chez l'adulte. (Rappelons chez l'homme que le XXY présente des troubles mentaux et parfois une tendance à la criminalité).

Le syndrome de Turner animal (X,0) est rare et ne présente pas d'intersexualité (BERTRAND 1975).

- Anomalies dans la réalisation du sexe gonadique

A part les anomalies génétiques, l'anomalie essentielle est l'hermaphrodisme vrai. C'est la présence sur le même individu de gonades des deux sexes. Inutile de signaler que de tels sujets présenteront de graves troubles du comportement tant à cause de leur imprégnation hormonale perturbée que de leur identification par leurs congénères.

- Anomalies dans la réalisation du sexe gonophorique

Sous l'influence des sécrétions (ou de l'absence de sécrétions) de la gonade déjà en place les conduits génitaux et les organes génitaux externes se mettent en place et constituent les caractères sexuels primaires.

L'hermaphrodisme vrai, provoquera secondairement une anomalie de réalisation de ces caractères.

Mais c'est le pseudo-hermaphrodisme qui est caractérisé par la présence des voies et organes génitaux des deux sexes alors que les gonades sont soit mâles soit femelles.

Le pseudo-hermaphrodisme est fréquent chez la chèvre (pseudo-hermaphrodisme mâle) et chez le porc (pseudo-hermaphrodisme mâle aussi) et beaucoup plus rare chez les chevaux, bovins, chiens et moutons.

Il est évident que certaines homosexualités apparentes, certains troubles dans la séquence copulatoire, certaines "impotentia coendi" apparaîtront chez de tels sujets (qui sont très souvent génétiquement femelles XX).

Le cas du Free-martinisme chez les faux jumeaux (bovins surtout) est particulier. On retrouve chez la fausse jumelle des organes génitaux externes femelles, des conduits génitaux mâles et un ovotestis plus ou moins masculinisé. Cette intersexualité perturbera le comportement (BERTRAND - 1975).

- Anomalies dans la réalisation du sexe somatique

Elles peuvent intervenir à deux périodes essentiellement :

- durant les derniers jours de la vie intra-utérine et les premiers jours après la naissance ; au moment si crucial de la sexualisation de l'hypophyse et de l'hypothalamus.

Toute intervention hormonale à cette époque sera préjudiciable pour le comportement sexuel adulte (cyclicité, séquence comportementale etc...).

- A la puberté se fait l'identification sexuelle : toute perturbation retentira sur le comportement.

- Anomalies dans la réalisation du sexe comportemental phénotypique

Il semble bien que ce soient les anomalies les plus graves pour le comportement adulte et souvent

les plus fréquentes car elles dépendent intimement du milieu extérieur.

La perturbation concerne séparément ou ensemble :

- . l'imprégnation maternelle
- . l'imprégnation sexuelle
- . les jeux prépubertaires
- . l'apprentissage de la hiérarchie sociale
- . l'apprentissage du "langage sexuel"
- . la mémorisation de ces apprentissages.

Nous pouvons remarquer que les laboratoires comme les fermes et élevages industriels ignorent tout de l'ontogénèse de ces caractères sexuels tertiaires ; l'élevage en isolement ou par sélection de sexe et d'âge est pratique courante chez les fermiers, éleveurs et laborantins.

Nous voyons donc que ces déviations du comportement sexuel peuvent apparaître à n'importe quelle étape de l'ontogénèse.

De façon générale nous avons vu qu'elles n'atteignaient jamais qu'un nombre restreint d'animaux et qu'elles étaient beaucoup moins "malsaines" et "contre-nature" que certains esprits chagrins voulaient bien le dire.

V - L'ANIMAL, MODELE EXPERIMENTAL DU COMPORTEMENT HUMAIN =====

Nous abordons ici un sujet épineux encore très controversé. L'étude du comportement animal (sexuel en l'occurrence) nous renseigne-t-elle sur le comportement humain ?

Plusieurs problèmes surgissent immédiatement à la simple évocation de cette question :

- Toute comparaison entre comportements suppose de connaître le degré de parenté génétique. Même si notre parenté la plus étroite se noue avec les divers sous ordres de primates, il semble bien que les conduites humaines ne dérivent pas phylétiquement des conduites simiennes et à fortiori les conduites mammifères de laboratoire. On retrouvera éventuellement des analogies mais jamais d'homologies (GRASSE - 1970).
"L'analyse des phénomènes observés doit être vigilante car parfois, si les performances sont comparables, non seulement la structure mais la logique, c'est-à-dire les mécanismes intermédiaires, diffèrent et le système expérimental n'est plus un modèle mais un simulateur : la réponse devient une image de la réalité et non une copie" (BERTRAND (M.) - 1980).
- Le comportement sexuel est certainement, chez l'homme, le type même de comportement envahi par le socio-culturel. Il n'est pas de civilisation, de religion ou de révolution qui n'ait inhibé, culpabilisé, ignoré, réprimé ou au contraire cultivé, exacerbé, mythifié la sexualité humaine ; jamais ce comportement n'apparaît "neutre". La comparaison sera donc toujours subjective tant de la part de l'expérimentateur-observateur que de la part du sujet humain ou animal observé ...
- Il faut toujours tenir compte du passé de l'animal expérimental. Ce dernier est rarement "neuf", mais chargé de conditionnements et d'apprentissages acquis durant sa vie en captivité. Ceci complique encore la possibilité de comparaison.

Nous allons, en suivant à nouveau le même itinéraire parcouru chez l'animal, essayer de distinguer ce qui est comparable de ce qui ne l'est pas.

1°) Ontogénèse des caractères sexuels

La comparaison homme-animal est possible ; en effet chez tous les animaux, le développement de la fonction reproductrice passe par cinq stades.

En ce qui concerne l'apparition des caractères sexuels primordiaux, primitifs et primaires, de la conception à la puberté, on observe une similitude remarquable entre le mammifère et l'homme.

Pour les caractères sexuels primordiaux, tous les mammifères mâles sont hétérogamétiques (XY) et l'animal fournit un excellent modèle d'étude de non disjonction, d'intersexualité gonosomique.

En ce qui concerne les caractères sexuels primitifs et primordiaux, le mammifère est encore un très bon modèle d'étude du développement de l'appareil génital humain : gonades, conduits génitaux, organes génitaux externes.

L'apparition du dimorphisme sexuel à la puberté, ou sexe somatique, présente aussi de nombreuses similitudes chez l'homme et le mammifère. Les modifications somatiques (muscles, squelette, phanères, mamelles, organes génitaux externes, phonation) métaboliques et comportementales (libido, agressivité, territorialité, comportement parental) sont très comparables chez tous les mammifères, homme y compris. Il faut cependant signaler chez ce dernier la longue période d'immaturité sexuelle. Le jeune humain attendra en effet une quinzaine d'années pour acquérir sa maturité génitale et phénotypique et souvent encore deux ou trois ans pour obtenir sa maturité comportementale. A cet âge l'animal est déjà sénile ! (ZWANG - 1978).

Quant aux caractères sexuels tertiaires, leur ontogénèse si sensible au milieu extérieur est souvent comparable mais leurs manifestations comportementales sont très divergentes selon les espèces.

En effet, les phénomènes d'imprégnation maternelle et d'imprégnation sexuelle, découverts chez l'animal, se retrouvent également chez l'homme. Chez ce dernier le code linguistique, moyen d'échange infiniment plus riche et plus sophistiqué que la simple observation et imitation animale, rend la comparaison beaucoup plus complexe et plus délicate.

Il n'en reste pas moins vrai que l'expérimentation animale permet d'intéressantes observations quant au rôle de l'environnement et du stimulus social sur la génèse du comportement sexuel.

Par contre, le comportement coïtal animal, s'il a nourri de nombreuses expressions populaires, n'a jamais présenté d'intérêt remarquable pour la compréhension de la sexualité humaine.

Les caractères sexuels quaternaires typiquement et exclusivement humains, ne trouverons aucune image dans le monde animal. Le sexe comportemental socio-culturel dépendra du statut sexuel (prénom, habillement, jeux), de l'acquisition précoce de l'identité sexuelle pendant l'enfance (durant laquelle le jeune humain entend malheureusement si souvent "Tu pleurniches comme une fille" ou "c'est un vrai garçon-manqué"...), puis de toutes les influences sociales et culturelles durant toute la vie.

L'homme acquiert donc une fonction supplémentaire ; il ajoute à sa fonction de reproduction la fonction érotique : exercice conscient et recherché du plaisir sexuel. Seuls les primates, plus malins et plus exigeants, possèdent une ébauche de fonction érotique. La comparaison s'arrête donc à ces quelques espèces particulièrement douées et privilégiées.

2°) Comportement sexuel normal

Seuls les aspects physiologiques et physiques - (érection, réceptivité, rapprochement, "étreinte", introduction, mouvements de va et vient, éjaculation, période réfractaire) - sont comparables. Mais recherche du partenaire sexuel, identification de l'état de réceptivité, signaux induisant les réponses du mâle et de la femelle ne présentent pratiquement pas de similitudes chez l'homme et chez l'animal.

Il faut tout de suite mentionner les particularités spécifiques apportées par l'homínisation.

- La verticalité : "Propre à l'espèce humaine, elle a bouleversé les rapports entre le devant et le derrière du corps, avec des conséquences morphologiques et comportementales considérables" (ZWANG - 1978).

L'identification du partenaire sexuel se fera essentiellement par la vue, des seins et de la pillosité pubienne chez la femme, des organes génitaux externes, de la pillosité pubienne et pectorale chez l'homme.

Cette bipédie a permis également la libération de la main et donc le développement de signaux tactiles antérieurs : la main touchera pour identifier.

- Le développement du néocortex a permis l'apparition de la mémoire et de la pensée symbolique, toutes deux si omniprésentes dans la fonction érotique.

Parallèlement le rhinencéphale a considérablement régressé devant cet "envahissement cortical". L'odorat n'est plus un récepteur essentiel au comportement sexuel. Les phéromones ne sont que très accessoirement perçues et ne permettent pratiquement jamais l'identification du partenaire. Et pourtant l'homme mémorise si bien un parfum !

Ces particularités de l'hominisation font que les séquences du comportement sexuel normal humain et animal ne sont pas du tout superposables.

La recherche du partenaire sexuel, sauf cas particuliers, est directement liée au code socio-culturel et linguistique. Bien sûr le comportement de rut, parade et cour existe chez l'homme mais la comparaison s'arrête là. Une femme ne sera pas systématiquement attirée par la mise en valeur des pectoraux et des biceps ou par des vocalises viriles. De même un homme ne sera pas forcément subjugué par des seins imposants, des fesses bien moulées ou un pubis remarquable ...

Les signaux érotiques sont beaucoup plus fins que cela et bien compliqués par le langage. Un beau parleur est beaucoup plus efficace qu'un "bellâtre".

Quant à l'identification de l'état de réceptivité de la partenaire, elle est affaire de tact et de délicatesse et dépend surtout de l'état psychologique (et non physiologique) de la femme ...

Nous voyons donc que les séquences préparatoires à l'accouplement, malgré quelques analogies, ne sont pas comparables chez l'homme et l'animal, puisque ce dernier ignore la fonction érotique.

Il est intéressant de noter que la richesse des caractères sexuels secondaires des parades nuptiales et des vocalisations de cour ne suivent pas l'échelle phylogénique. En effet, poissons et oiseaux déploient une imagination remarquable et une sophistication exemplaire dans leurs périodes de rut. Par contre les batraciens, les reptiles et les mammifères sont bien pauvres et bien ternes pour leurs parades.

L'homme, bien discret "phanéropiquement" se rattrape habilement avec le costume. Nous n'avons aucune explication à fournir au sujet de ces éclipses dans la phylogénèse du dimorphisme sexuel en période de rut.

En ce qui concerne le comportement sexuel anormal de l'homme, la comparaison avec l'animal demeure des plus délicates. Les perversions humaines semblent pour la plupart d'origine socio-culturelles, et à ce titre ne peuvent s'expliquer par l'animal. Et pourtant GIDE (Corydon) recherche chez l'animal le penchant naturel vers l'homosexualité (et il le trouve facilement) et KONRAD LORENZ extrapole à l'homme toutes ses découvertes sur l'imprégnation chez le jeune ...

Nous avons vu que l'éthologie animale a permis de dédramatiser et de démythifier des "déviations" telles que l'homosexualité ou la masturbation mais n'a jamais pu expliquer des troubles aussi graves que le sadisme et le masochisme.

3°) Mécanismes internes du comportement sexuel

C'est certainement dans ce domaine que l'on a le plus recours au modèle animal : mécanismes endocriniens et mécanismes nerveux ont besoin de l'outil animal pour être élucidés.

"Dans les essais à visée pragmatique (obtention, degré ou absence d'un effet) on doit rechercher un modèle expérimental ayant la plus grande zone de communauté de performances possibles avec le sujet initial (...), au contraire dans les essais à finalité explicative, il convient de rechercher un modèle expérimental n'ayant qu'une zone de communauté aussi réduite que possible avec le sujet initial, de façon à cerner de plus près le mécanisme spécifique" (BERTRAND - 1980).

Comme nous l'avons vu, tous les mécanismes endocriniens, phéromonaux, nerveux et génétiques ont été expérimentés sur l'animal. Les périodes sensibles dans la sexualisation de l'hypothalamus ont été découvertes sur animal. Les exemples abondent et l'expérience sur animal, malgré toutes les attaques dont elle fait l'objet, est nécessaire et irremplaçable dans la recherche de mécanismes physiologiques.

Les stéroïdes sexuels, les neurotransmetteurs les mutations génétiques présentent de grandes analogies entre les différentes espèces. Seuls les rythmes de sécrétion, les métabolismes ou le nombre de chromosomes varient.

Dans l'étude des fonctions de reproduction, l'animal représente donc un modèle global remarquable. Par contre dans l'étude de la fonction érotique et des mécanismes comportementaux, l'animal est un modèle bien pauvre et très approximatif ; de plus dans ce domaine les extrapolations à l'homme sont toujours délicates et teintées d'anthropomorphisme.

Enfin, certaines espèces conviennent-elles mieux que d'autres aux expériences sur les mécanismes physiologiques du comportement sexuel ?

L'étude ne se fera jamais sur une seule espèce mais les convergences interspécifiques des résultats augmenteront la signification biologique de ces derniers.

La tentation d'utiliser des espèces "proches" de l'homme (la lignée Hominienne des primates : babouins, macaques et chimpanzés) se heurte souvent au prix de revient de l'expérimentation. Toutefois c'est dans ces espèces que l'on a le mieux étudié les influences du milieu social et de l'environnement sur l'ontogénèse du comportement (GRASSE - 1970).

C'est cependant vers les rongeurs (et plus spécialement les muridae) que la grande majorité des expérimentateurs se tourne, en raison de la stabilité et de l'homogénéité des souches utilisées et surtout de leur faible prix de revient.

Les carnivores et les animaux domestiques ne sont utilisés que pour des études particulières et ponctuelles, sans aucune extrapolation humaine le plus souvent.

Nous voyons donc que toutes les espèces de mammifères conviennent ; tout dépend des moyens dont on dispose, du mécanisme physiologique ou éthologique envisagé et de la prudence des comparaisons et extrapolations.

Les trois risques auxquels s'expose l'expérimentation sont :

- "une méfiance ou un rejet systématique de toute projection vers l'espèce humaine,
- au contraire, une assimilation trop rapide ;
- enfin, une méconnaissance de l'individualité du réactif animal" (BERTRAND - 1980).

CONCLUSIONS

=====

Il apparaît d'après cette modeste étude que le comportement sexuel animal peut nous intéresser à plusieurs titres.

D'un point de vue zootechnique la connaissance des mécanismes éthologiques et physiologiques qui entourent l'accouplement permet d'améliorer les rendements d'élevages, de synchroniser les périodes de reproduction, d'obtenir des pubertés précoces etc...

D'un point de vue biologique, l'endocrinologie de la reproduction est au centre des recherches en ce domaine. Des possibilités d'interventions expérimentales très fines sur le signal hormonal du comportement sexuel ont permis des progrès considérables en endocrinologie.

D'un point de vue éthologique, le comportement sexuel est certainement l'un des plus riches, des plus sophistiqués et des plus attrayants. Il fait intervenir la hiérarchie sociale, l'agressivité, la territorialité, le code gestuel et le langage le plus complet. De plus, il dépend étroitement de l'équilibre social du sujet dans sa plus tendre enfance, de la présence de la mère pendant une période critique, de la présence des congénères pendant une autre période critique.

Ceci nous a permis d'évoquer les perturbations psychologiques provoquées par les conditions artificielles de l'élevage. Bien sûr, l'impact de ces perturbations n'est pas considérable pour les animaux domestiques dont nous exigeons un rendement et non un équilibre psychique. Par contre chez les animaux de laboratoire, qui doivent être des "instruments" homogènes, fidèles, comparables, l'équilibre psychique est exigé. Leur comportement sexuel doit être parfaitement connu et décrit.

Enfin, quels enseignements humains nous fournit l'éthologie animale ?

Nous avons vu que dans le cadre du comportement sexuel certaines comparaisons étaient possibles. Mais dès que nous quittons le domaine du physiologique et du physique, la comparaison cesse aussitôt. L'explication de l'Homme par l'animal, résultat d'un zoomorphisme primaire est aussi peu scientifique que l'anthropomorphisme d'autrefois.

"Le comportement des animaux nous aide à comprendre celui de l'Homme, plus par ce qu'il lui manque que par ce qu'il possède en propre" (GRASSE - 1970).

Il semble en fait bien plus intéressant de transposer de l'animal à l'homme, non pas des modèles mais des méthodes et des techniques d'observation. Et c'est certainement dans l'étude du comportement infantile et des communications non verbales que cette transposition de méthodes a été le plus utilisée. De l'éthologie animale est née l'éthologie humaine ; mêmes méthodes mais sujet beaucoup plus complexe et conclusions souvent dangereuses.

Vu :
LE DIRECTEUR
de l'Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon,


~~LE DOYEN,~~

LE PROFESSEUR RESPONSABLE
de l'Ecole Nationale Vétérinaire,

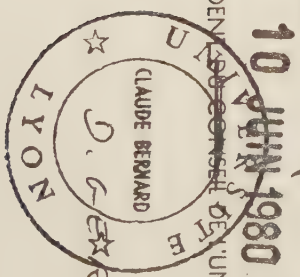


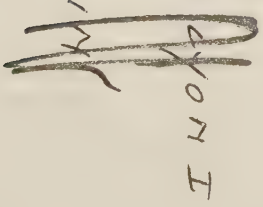
LE PRÉSIDENT DE LA THÈSE,



Vu et permis d'imprimer

LYON, le
LE RECTEUR, PRÉSIDENT DU CONSEIL DE L'UNIVERSITÉ




LYON I

B I B L I O G R A P H I E

=====

- AUSTIN (C.R.), SHORT (R.V.) - 1972
Reproduction in Mammals.
Vol. 3 : Hormones in Reproduction
Vol. 4 : Reproductive Patterns
Cambridge University press ed.
- ARON (C.) - 1979
Mechanisms of control of the reproductive function by
olfactory stimuli in female mammals.
Physiol Reviews, 59, 229.
- BARONE (R.) - 1978
Anatomie comparée des mammifères domestiques. Tome troi-
sième, fascicule 2, l'appareil urogénital.
Barone - ed, LYON.
- BARTON (A.) - 1960
Unconventional aspects of canine and feline sexuality.
Vet. Med., 55, 65.
- BEACH (F.A.) - 1970, 1972.
Coital Behavior in Dogs. X et XI Hormones and Behavior,
1, 347, (1970). Hormones and Behavior, 3, 143, (1972).
- BEACH (F.A.) - 1976
Sexuel Attractivity, Proceptivity, and Receptivity in
Female Mammals.
Hormones and Behavior, 7, 105.
- BEACH (F.A.) - 1976
Comparaisons of Sexuel Receptivity and Proceptivity in
Female Hamsters.
Behavioral Biology, 18, 473.

- BERTRAND (J), FOREST (MG) - 1974
Endocrinologie Sexuelle de la période périnatale.
Colloque INSERM, 32, LYON 1974.
- BERTRAND (M) - 1975
Les Anomalies Chromosomiques chez les mammifères domestiques.
Symbioses, 7, 235.
- BERTRAND (M.) - 1978
Cours de Pathologie de la Reproduction, ENVL, LYON.
- BERTRAND (M) - 1980
Le modèle animal dans les études sur la sexualité humaine.
Conférence Droit et Pharmacie, PARIS, Mars 1980.
- BEYER (C.), Mc DONALD (P.) - 1973
Hormonal control of Sexual Behaviour in Female Rabbit,
in BISHOP (M.N.H.), Advances in Reproduction, 6, 185.
Elek Science ed, LONDON.
- BLIN (P.C.), FAVREAU (J.A.) et FAVREAU (J.M.) - 1964
Considérations sur les anomalies du comportement sexuel
chez l'animal
in Psychiatrie animale, Desclée de Brouwer ed, Paris.
- BOUISSOU (M.F.), HOWELS (J.) - 1976
Effet d'un contact précoce sur quelques aspects du
comportement social des bovins domestiques.
Biology of Behaviour, 1976, 1, 17.
- CADIOT (P.J.), LESBOURYES (G.), RIES (J.N.) - 1925
Traité de médecine des animaux domestiques.
Vigot Frères ed, Paris.
- CARLIER (E.) - 1977
Le comportement sexuel de l'Etalon.
Thèse Doct Vet, Toulouse 1977

- CARLIER (M.), ROUBERTOUX (P.) - 1976
Génétique et comportement.
Masson éd, Paris.
- CHAUSSE (PH.) - 1978
Utilisation d'une phéromone synthétique pour la détection des chaleurs chez la truie.
Thèse, Doct, Vét, Toulouse 1978.
- COLE (H.H.) et CUPPS (P.T.) - 1977
Reproduction in domestic animals, 3eme edition, Academic Press - ed.
- CONCANNON (P.W.) and al - 1979
Sexual Behaviour in ovariectomized bitches in response to Estrogen and Progesterone Treatment.
Biology of Reproduction, 20, 799.
- COSNIER (J) - 1966
Les névroses expérimentales - De la psychologie animale à la pathologie humaine.
Le Seuil - ed, Paris.
- CZYBA (J.C.), GIROD (C.), COSNIER (J.), LAURENT (J.C.) - 1973
Ontogénèse de la sexualité humaine.
SIMEP ed, Lyon.
- CZYBA (J.C.), GIROD (C.) - 1977
Biologie de la reproduction, 2ème édition
SIMEP ed, Lyon.
- CZYBA (J.C.) - 1979
Cours CES Biologie de la Reproduction, Lyon.
- DEMAGNY (H.) - 1975
Contribution à l'étude des communications olfactives chez les mammifères : Les Phéromones.
Thèse, Doct, Vet, Lyon 1975.

- DERIVAUX (J.) - 1958
Physio-Pathologie de la reproduction et Insémination artificielle des animaux domestiques.
Vigot Frères ed, Paris.
- DERIVAUX (J.) - 1971
Reproduction chez les animaux domestiques -
Derivaux ed, Liège.
- FRASER (A.F.) - 1968
Reproductive Behaviour in Ungulates.
Academic Press, Londres.
- GRANDAGE (J.) - 1972
The erect dog penis : a paradox of flexible rigidity.
in Veterinary Record, 91, 141.
- GRASSE (P.P.) - 1970
Comparaison des structures de comportement chez l'animal et chez l'homme.
in Modèles Animaux du comportement humain.
Colloques Internationaux du C.N.R.S. n° 198 - CNRS - ed, Paris.
- HAFEZ (E.S.E.) - 1962
The Behaviour of Domestic Animals.
Baillière et Tindall - ed, London.
- HAFEZ (E.S.E.) - 1962
Reproduction in Farm Animals.
Baillière et Tindall ed, London.
- HAFEZ (E.S.E.) - 1970
Reproduction and Breeding Techniques for Laboratory Animals.
Lea et Febiger ed, Philadelphie.
- HAFEZ (E.S.E.) - 1971
Comparative Reproduction of Nonhuman Primates.
Charles. C. Thomas ed, Springfield, USA.

- HAILMAN (J.P.) - 1976
L'ontogénèse du comportement.
La recherche n° 68, 7, 520.
- HARLOW (H.F.) - 1970
Love Greated - Love Destroyed. Love Regained.
in Modèles Animaux du Comportement Humain.
Colloques Internationaux du C.N.R.S. n° 198 -
CNRS ed, Paris.
- IMANISHI (K.) - 1970
L'influence qu'exerce l'environnement social du stade
immature sur la détermination de la hiérarchie chez les
singes japonais.
in Modèles Animaux du Comportement Humain.
Colloques Internationaux du C.N.R.S. n° 198 -
CNRS ed, Paris.
- JEMMET (J.E.), EVANS (J.M.) - 1977
A survey of sexual behavior and reproduction of female
cats.
J., Small, Anim, Pract, 18, 31.
- KARLSON (P.), BUTENANDT (A.) - 1959
Phéromones (ectohormones) in Insects.
Ann, Rev, Entomol, 4, 39.
- KLOTZ (H.P.) - 1970
Hormones sexuelles et psychisme.
In Les Hormones et le Comportement.
L'Expansion ed, Paris.
- LE MAGNEN (J.) - 1953
L'olfaction : le fonctionnement olfactif et son inter-
vention dans les régulations psycho-physiologiques.
J., Physiol, Paris, 45, 285.

- LEROUGE (CH.) - 1979
Particularité de l'Endocrinologie Sexuelle de la Jument.
Thèse, Doc, Vet, Lyon.
- LEVINE (S.) - 1970
The influence of hormones in infancy on central nervous
system organization.
In Les Hormones et le Comportement.
L'Expansion ed, Paris.
- LINDSAY (D.R.) - 1966
Mating behavior of ewes and its effect on mating
efficiency.
Anim Behav, 14, 419.
- MAYER (J.) - 1970
L'influence des hormones sur le comportement alimentai-
re. In Les Hormones et le Comportement.
L'Expansion ed, Paris.
- Mc DONALD (L.E.) - 1975
Veterinary endocrinology and reproduction.
Lea and Febiger ed, Philadelphie.
- MICHAEL (R.P.), HERBERT (J.) - 1964
The influence of ovarian hormones on sexual and social
behavior in Rhesus Monkey.
J., Endocr, 28, VII, VIII.
- MONTAGNA (W.), SADLER (W.A.) - 1974
Reproductive Behavior
Plenum Press ed, New-York.
- NALBANDOV (A.V.) - 1976
Reproductive physiology of mammals and birds. 3ème ed.
W.H. Freeman and Company - ed, San Francisco.
- PARSONS (P.A.) - 1970
L'analyse génétique du comportement.
Dunod - ed, Paris.

- PERAGOUX (J.) - 1980
Contribution à l'étude du comportement et de la psychologie du chat domestique.
Thèse, Doct, Vet. Lyon.

- PLASSIO (X.) - 1905
In CADEAC (C.). Sémiologie et Diagnostic, 3, 31.
Baillièrre et Fils ed., Paris.

- ROBERT (J.M.) - 1968
Éléments de génétique médicale.
SIMEP ed., Lyon.

- ROPARTZ (PH.) - 1968
Rôle des communications olfactives dans le comportement des souris mâles.
In l'effet de groupe chez les animaux.
Colloques internationaux du C.N.R.S. n° 173. CNRS - ed, Paris.

- ROPARTZ (PH.) - 1970
Les phéromones dans la régulation du comportement social et la physiologie sexuelle des rongeurs.
In Les Hormones et le Comportement.
L'Expansion ed, Paris.

- ROSENBLATT (J.S.) - 1962
The Behavior of cats. In HAFEZ (E.S.E.), Behavior of Domestic Animals.
Baillièrre et Tindall ed, Londres.

- ROUGER (Y.A.) - 1970
Comportement sexuel et comportement alimentaire : Variations saisonnières chez les mâles de la famille des bovidés, mise en évidence de régulation entre activité sexuelle et alimentaire. In les hormones et le comportement. L'Expansion - ed, Paris.

- ROWLANDS (I.W.), ALLEN (W.R.), ROSSDALE (P.D.) - 1975
Equine Reproduction. Blackwell - ed, Londres.
- RUCKEBUSCH (Y.) - 1973
Particularités comportementales chez le chien.
Rev, Med, Vet, 124, 947.
- RUCKEBUSCH (Y.) - 1977
Physiologie, Pharmacologie, Thérapeutique animales.
Maloine ed, Paris.
- SADLEIR (R.M.F.S.) - 1972
Environmental effects.
In AUSTIN (CR.), SHORT (R.V.) Reproduction in Mammals, 4,
69. Cambridge University press ed.
- SIEGEL (E.T.) - 1977
Endocrine disease of the dog.
Lea and Febiger ed, Philadelphie.
- SIGNORET (J.P.) - 1970
Comportement sexuel et reproduction chez les porcins.
Rev, med, vet, 146, 1225.
- SIGNORET (J.P.) - 1971
Le comportement sexuel des mammifères.
La Recherche, 2, 845.
- SIGNORET (J.P.) - 1972
Le Comportement Sexuel.
In Maitrise de la Reproduction.
Journées d'information I.T.E.B. - U.N.C.E.I.A., Paris,
mai 1972.
- SIGNORET (J.P.) - 1976
Comportement sexuel des ongulés domestiques.
Ann, Med, Vet, 120, 531.
- SIGNORET (J.P.) - 1978
Comportements sexuels.
N° Hors série, Science et vie, Le Comportement animal,
1978.

- SOULAIRAC (A.) et SOULAIRAC (M.L.) - 1970
Les bases neurophysiologiques de l'instinct sexuel.
In Les hormones et le comportement. L'Expansion ed, Paris.
- SOULAIRAC (A.) et SOULAIRAC (M.L.) - 1976
Participation des mécanismes émotionnels dans l'activité sexuelle.
In Système nerveux, activité sexuelle et reproduction.
Colloque de la société nationale pour l'étude de la stérilité et de la fécondité. Masson ed, Paris.
- TAINTURIER (D.) - 1976
Le comportement sexuel des animaux.
Economie et Médecine animales, 6, 288.
- THIEBLOT (L.) - 1970
Influence des sécrétions hormonales sur l'instinct et le comportement sexuels chez l'animal.
In les Hormones et le Comportement. L'Expansion ed, Paris.
- TINBERGEN (N.) - 1972
La vie sociale des animaux.
Payot ed, Paris.
- TOUTAIN (P.L.) - 1975
Phéromones et communications olfactives chez les mammifères. Rev, Med, Vet, 126, 741.
- VAISSAIRE (J.P.) - 1977
Sexualité et reproduction des mammifères (domestiques et de laboratoire).
Maloine ed, Paris.
- VAIVRE (J.) - 1950
Etude des perversions sexuelles chez les animaux.
Thes, Doct, Vet, Lyon.

- VANDEPLASSCHE (M.), SPINCEMAILLE (J.) - 1967
Quelques aspects du comportement sexuel normal et anormal chez les grands animaux.
Ann. Endocr., 28, 815.
- VIDAL (J.M.) - 1976
L'empreinte chez les animaux.
La Recherche, 7, 24.
- YOUNG (W.C.) - 1961.
Sex and Internal Secretions - 3ème ed. Williams and Wilkins Company ed, Baltimore.
- ZWANG (G.) - 1976
Abrégé de sexologie - Masson ed, Paris.
- ZWANG (G.) - 1977
Le rôle du sein féminin dans la sexualité humaine.
Contraception, fertilité, sexualité, 6, 42.
- ZWANG (G.) - 1978
La Fonction Erotique.
Robert Laffont - ed, Paris.

I. C. VAUBECOUR
l'imprimerie des étudiants lyonnais
11 et 13 Rue Vaubecour
LYON 69002 - Tél. 42 - 45 - 85

024

I. C. VAUBECOUR
l'Imprimerie des étudiants lyonnais
11 et 13 Rue Vaubecour
LYON 69002 - Tél. 42 - 45 - 85